АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 59
7
ИЮЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1974

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 59 (1974) № 7

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

ТОМ 59 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1974, № 7

УДК 51 (018) 581.9

В. М. Шмидт

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ В СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКЕ

V. M. SCHMIDT. THE QUANTITATIVE INDICES IN COMPARATIVE STUDY OF FLORAS

Количественные показатели, применяемые в сравнительной флористике, могут быть подразделены на 4 группы: 1) показатели флористического богатства, 2) показатели систематического многообразия, 3) коэффициенты сходства систематических структур и 4) коэффициенты сходства флор в целом. В статье определены сущность, особенности и сфера применения ряда показателей из этих групп. Подчеркивается, что объективные результаты применения количественных показателей могут быть получены лишь при условии биологической равноценности сравниваемых флор, что автоматически достигается в случае сопоставления конкретных флор. Произведена унификация символики в формулах 6 коэффициентов сходства и показана недостаточная мощность показателя Престона.

Одним из важнейших аспектов изучения и сравнения флор является анализ их систематического состава в ходе которого возникает потребность в подсчете некоторых величин и в вычислении ряда количественных показателей. Употребляемые в сравнительной флористике количественные показатели можно разделить на 4 группы: 1) показатели флористического богатства, 2) показатели систематического многообразия, 3) коэффициенты сходства систематических структур и 4) коэффициенты сходства флор (флористических списков) в целом.

Рассмотрим важнейшие из показателей каждой группы, определив их сущность, особенности, цели и сферу применения в сравнительной флористике.

1. Показатели флористического богатства

Сюда относятся простейшие и обычно сильно коррелирующие величины: число видов, родов и семейств в данной флоре, а также число (или процент) этих таксонов в пределах более крупных систематических групп. Эти показатели представляют собой абсолютные числа и характеризуют флористическое богатство любой территории, взятой в отдельности. Однако к сравнению подобного рода цифрового материала, относящегося к разным флорам, следует подходить с известной осторожностью.

Еще А. Декандоль (De Candolle, 1855) указывал, что сопоставляемые по своему флористическому богатству территории должны быть приблизительно равноценны (не слишком сильно отличаться друг от друга по своей площади). Но значит ли это, что, строго говоря, следует добиваться топографического равенства сравниваемых участков земной поверхности? Понятие равноценности флор может быть истолковано двояко: как равенство площадей и как равенство флористических рангов сопоставляемых территорий. Не вдаваясь в полемику, так как этот вопрос уже обсуждался ранее (Малышев, 1972; Шмидт, 1972), отметим только, что вторая точка зрения представляется нам более правильной, ибо она (в отличие от первой, которую можно назвать формально-статистической) отвечает биологической сути дела. Необходимо также подчеркнуть, что при сравнении конкретных флор (Толмачев, 1931, 1932, 1935, 1941) проблемы их равноценности не возникает вовсе (все конкретные флоры безусловно и по всем показателям статистически сопоставимы уже в силу того, что методика их изучения позволяет абстрагироваться от разницы в площадях).

В случае сравнения флористического богатства более крупных территорий желательно, чтобы они имели одинаковый флористический ранг, а если это условие почему-либо не выполнимо — остается следить за тем, чтобы сравниваемые районы не были бы слишком разновеликими.

Наиболее интересным и перспективным является сравнение показателей флористического богатства в географическом аспекте, особенно если речь идет о сравнении конкретных флор. А. И. Толмачевым (1941, 1970) неоднократно отмечалось, например, нарастание числа видов по мере продвижения с севера на юг, т. е. явная зависимость видового богатства конкретных флор от географической широты. Разумеется, этот показатель зависит также и от других (геоморфологичесих, климатических и исторических) факторов среды. Точные закономерности такого рода еще не установлены, и сделать это можно лишь с помощью достаточно сложных и трудоемких биометрических приемов корреляционно-регрессионного, дисперсионного и факторного анализов.

Первые попытки в этом направлении принадлежат Л. И. Малышеву (1969) и Бешелу (1969), а полученные ими результаты позволяют надеяться на успешное выведение в будущем математических закономерностей, описывающих распределение показателей флористического богатства на поверхности суши и дающих возможность их прогноза для неизученных районов. К сожалению, указанные работы касаются не конкретных флор, а не имеющих точного флористического ранга разновеликих территорий. Последнее и заставило обоих авторов в числе факторов внешней среды учитывать разницу в площадях, затруднив в известной мере вычислительную работу.

Известны попытки расчета количества видов на единицу площади (Гроссгейм, 1936; Lebrun, 1960, и др.) с целью нивелировать влияние разницы площадей и изученных территорий на их флористическое богатство. С формально-статистической точки зрения такие попытки правомерны, однако они, давая некоторый усредненный результат, недостаточны для познания характера и причин различия уровней флористического богатства отдельных частей крупных территорий. Последняя задача выполнима посредством изучения конкретных флор, число видов в которых и характеризует истинный уровень флористического богатства в пределах некоторой территории.

2. Показатели систематического многообразия

К этой группе количественных показателей мы относим так называемые «пропорции флоры» — среднее число видов в роде (в/р) и в семействе (в/с), а также среднее число родов в семействе (р/с), которые представляют собой простые отношения соответствующих показателей флористического богатства данной флоры. Рассматриваемые величины, так же как и показатели предыдущей группы, сильно зависят от площади (точнее — от количества видов во флоре, которое в свою очередь сильно связано с площадью). Так, например, было выяснено (Заки, Шмидт, 1972), что между показателями в/с, р/с и в/р, с одной стороны, и числом видов в 11 локальных флорах Египта, с другой, существует довольно сильная положительная связь. Все это означает, что на показатели систематического многообразия должны быть наложены те же самые ограничения, что и на показатели флористического богатства: с их помощью можно сравнить только более или менее равноценные флоры.

Это требование на практике, к сожалению, иногда нарушается. Например, Н. В. Козловская и В. И. Парфенов (1971) приводят следующие данные, касающиеся отношения в/р (так называемого «родового коэффициента») для четырех весьма разновеликих территорий (площадь указана нами):

Территория	Площадь в км²	Число видов	в/р
Средняя полоса европейской части ССР	1207000	2330	3.35
Польша	313000	2250	3.11
Белоруссия	208000	1453	2.67
Ленинградская обл.	86000	1283	2.72

Указанные авторы сравнивают полученные значения в/р и делают некоторые выводы о разнице в систематическом многообразии четырех флор. Правомерность такого сравнения сомнительна, так как зависимость величины в/р от площади и числа видов во флорах бросается в глаза (общую тенденцию несколько нарушают только данные по Ленинградской области).

Значительно реже указанных «пропорций флоры» подсчитываются видовые и родовые индексы пар семейств, т. е. отношения численностей видов или родов в двух чем-либо характерных семействах сравниваемых флор (например, отношение числа видов сем. *Compositae* к числу видов сем. *Gramineae* и т. д.). Между тем такие индексы иногда хорошо вскрывают специфические особенности соотношений семейств в сопоставляемых флорах (Заки, Шмидт, 1973) и в отличие от «пропорций флоры» не зависят от площади и флористического богатства.

3. Коэффициенты сходства систематических структур

Систематическая структура флор (которую можно изучать в трех основных аспектах: состав и последовательность расположения ведущих по числу видов и по числу родов семейств, а также состав ведущих родов) является одним из важнейших показателей в сравнительной флористике. Однако подлинное значение этого показателя начало осознаваться исследователями сравнительно недавно и главная заслуга в этом отношении принадлежит Толмачеву (1970), отметившему некоторые закономерности изменения структуры флор в географическом аспекте. В этой же работе было показано, что в пределах естественных флористических областей наблюдается некоторое постоянство систематической структуры региональных флор, занимающих даже весьма различные по площади территории, тогда как при переходе в другую флористическую область это постоянство заметно нарушается. Выяснилось также (Заки, Шмидт, 1972; Ребристая, Шмидт, 1972), что на систематической структуре флор в гораздо меньшей степени, чем на других количественных показателях, сказываются разница в площадях и флористическом богатстве, а также неполнота инвентаризации видового состава флор. Известная консервативность систематической структуры и определенная степень ее независимости от других показателей и факторов выдвигают ее на положение одного из существеннейших «диагностических» признаков (Толмачев, 1970) при исследовании и сравнении флор.

Было подмечено (Заки, Шмидт, 1972), что в пределах одной и той же флористической области локальные (мелкие) флоры обнаруживают бóльшую изменчивость систематической структуры, нежели флоры региональные. Очевидно, это зависит от более сильного влияния местных различий в действии факторов внешней среды, тогда как при изучении систематической структуры крупных флор мы сталкиваемся с нивелирующим действием главенствующих на огромном пространстве черт климата.

Наконец, выяснилось (Ребристая, Шмидт, 1972), что систематическая структура конкретных флор в ходе биометрического анализа на различных его этапах (в зависимости от уровня корреляции, на котором заостряется внимание) способна отражать как общие (например, зональные), так и частные (например, провинциальные) черты, зависящие от истории формирования флоры в данном районе земной поверхности.

Сказанное достаточно убедительно вскрывает важную роль систематической структуры как очень существенного признака всякой флоры. Встает вопрос, каким образом следует изучать и сопоставлять систематическую структуру флор?

До последнего времени исследователи ограничивались получением той информации, которую дает глазомерное сопоставление систематических структур изучаемых флор: сравнивались места, занимаемые тем или иным семейством по числу видов или родов, отмечались совпадения, свидетельствующие о сходстве флор, и различия, говорящие об их специфике в данном отношении. Но эта процедура представляла собой только сравнение отдельных структурных элементов флор, а не сравнение систематических структур в целом. Кроме того, она затруднялась в случае одновременного анализа многих флор.

С. Е. Коровин (1971) попытался облегчить сравнение систематических структур и сделать его более объективным посредством разработанного им метода «логических рядов». Им было выявлено основное ядро флоры Западного Тянь-Шаня, состоящее из 15 ведущих по числу видов семейств: *Compositae*, *Gramineae*, *Leguminosae*, *Cruciferae*, *Labiatae*, *Umbelliferae*, *Liliaceae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Ranunculaceae*, *Boraginaceae*, *Cyperaceae*, *Polygonaceae*, *Scrophulariaceae*. Оставляя в стороне основанное на каком-то недоразумении ошибочное высказывание Коровина о том, что это основное ядро (или, по другой его терминологии, «основная флора») близко по содержанию к понятию конкретной флоры А. И. Толмачева, отметим, что «основная флора» представляет собой отнюдь не флору, а именно систематическую структуру ведущих семейств данной флоры.

Если ведущим семействам присвоить порядковые номера, то можно написать «логический ряд» в виде убывающей по числу видов в семействе прогрессии, а затем сравнить его с аналогично полученными рядами для других флор. Приведем одно из таких сравнений, взятое из упомянутой выше работы Коровина:

Западный Тянь-Шань	1 — 2 — 3 — 4 — 5 — 6 — 7 — 8 — 9 — 10 — 11 — 12 — 13 — 14 — 15
Северный Тянь-Шань	1 — 2 — 3 — 4 — 10 — 8 — 11 — 7 — 6 — 5 — 15 — 12 — 14 — 9 — 13

Описываемый прием облегчает поиск общих и специфических черт систематических структур сравниваемых флор; однако он продолжает оставаться глазомерным сопоставлением отдельных элементов (мест, занимаемых семействами), не приводя к получению обобщенного показателя степени сходства структур в целом и будучи сильно затруднен в том нередком случае, когда набор ведущих семейств во флорах различен.

Учитывая сказанное, нам представлялось важным разработать методику биометрического анализа систематических структур сравниваемых флор с целью вычисления коэффициента сходства этих структур в целом и последующей группировки флор по данному признаку.

Характер материала (порядковые номера семейств, т. е. их места или ранги) подсказывают рациональный прием для решения задачи. Мы имеем в виду корреляцию рангов. Из нескольких существующих коэффициентов ранговой корреляции лучшим считается коэффициент τ («тау») Кендэла (Kendall, 1938, 1948, 1955; Бернстейн, 1968; Ростова, Попова, 1971), имеющий вид:

$$\tau = \frac{2s}{n(n-1)}, \qquad (1)$$

где s — сумма рангов, вычисляемая особым способом, n — число пар сравниваемых семейств.

Техника расчета этого коэффициента, изложенная в указанных выше работах, очень проста и на ней мы задерживаться не будем, тем более что пример расчета и правила проверки статистической достоверности данного показателя были приведены нами ранее (Заки, Шмидт, 1972).

Рассчитав все возможные парные коэффициенты ранговой корреляции, получают корреляционную матрицу, которую следует подвергнуть дальнейшей обработке с целью группировки флор по степени сходства систематических структур. Удобнее всего это делать посредством сочетания метода максимального корреляционного пути (Выханду, 1964) с методом корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1959, 1960); техника этой работы в свое время была разработана С. Р. Вельдре (1964). В результате такого анализа совокупность сравниваемых флор распадается на корреляционные плеяды, включающие в себя наиболее сходные по своей систематической структуре флоры. Предлагаемая методика была апробирована на конкретных флорах Большеземельской тундры (Ребристая, Шмидт, 1972), а также на региональных и локальных флорах южного Средиземноморья (Заки, Шмидт, 1972, 1971) и дала хорошие результаты.[1]

4. Коэффициенты сходства флор (флористических списков)

При всей своей важности и способности дать исследователю материал для интереснейших выводов, количественные показатели трех предыдущих групп характеризуют степень сходства флор по отдельным признакам и не дают представления о сходстве флор в целом. Последнее же представляет огромный интерес при решении ряда задач флористической географии, флорогенеза и флористического районирования.

Существует довольно большое число коэффициентов сходства, специально предназначенных для решения такого рода задач и используемых не только в сравнительной флористике и зоогеографии, но и в геоботанике (различные масштабы не препятствуют применению одних и тех же показателей, так как математическая суть сравнения в данном случае одинакова). Мы остановимся на рассмотрении только некоторых коэффициентов сходства, заслуживающих, по нашему мнению, наибольшего внимания.[2]

В качестве одного из самых простых показателей флористического сходства может быть использован коэффициент Жаккара (Jaccard, 1901):

$$K_j = \frac{c}{a+b-c}, \qquad (2)$$

где a — число видов в одной флоре; b — число видов в другой флоре; c — число видов, общих для двух флор. Пределы этого коэффициента — от 0 до 1, причем $K_j = 1$ означает полное сходство (совпадение) флор (списков).

Чаще применяется другая формула, называемая обычно коэффициентом Сёренсена (Sørensen, 1948), но рекомендованная еще Чекановским (Czekanowski, 1913):

$$K_{s\o} = \frac{2c}{a+b}, \qquad (3)$$

где обозначения и пределы те же самые, что и в предыдущем случае.

Далее следует упомянуть так называемую «зоогеографическую формулу» Экмана (Ekman, 1940):

$$Э = \frac{A+B}{C}, \qquad (4)$$

где A — число видов, встречающихся в одной флоре, но отсутствующих во второй; B — число видов, встречающихся во второй флоре, но отсутствующих в первой; C — число видов, встречающихся в обеих флорах.

---

[1] В ходе разработки данной методики нами было получено устное сообщение Л. И. Малышева о том, что идея применения для изложенных целей методов ранговой корреляции одно время привлекала его внимание, но подготовленная им статья по не зависящим от него причинам не была опубликована.

[2] Все они пригодны для анализа как видового, так и родового сходства флор.

Коэффициент Экмана нижним пределом имеет 0 (полное сходство двух флор!), но не имеет верхнего предела, так как зависит от числа видов во флорах. По существу, данный показатель указывает не на сходство, а на различие (дискриминацию) флор: чем меньше его значение, тем сильнее сходство, и наоборот. Поэтому пользование им несколько затруднено. В частном случае, когда при сравнении нескольких флор все полученные значения Э не превышают 1, в качестве меры сходства можно рекомендовать величину 1—Э.

Стугрен и Радулеску (Stugren, Radulescu, 1961) предприняли попытку освободить формулу Экмана от только что отмеченного недостатка и предложили коэффициент, способный одновременно учитывать как сходство, так и дискриминацию флор или фаун:

$$\rho_s = \frac{X + Y - Z}{X + Y + Z}, \tag{5}$$

где обозначения X, Y и Z соответствуют обозначениям A, B и C в формуле Экмана.

Коэффициент Стугрена—Радулеску обладает следующей особенностью: варьируя от —1 до +1, он в пределах от —1 до 0 указывает на сходство, а в пределах от 0 до +1 — на различие флор. Следовательно, если в частном случае сравнения нескольких флор все полученные значения этого коэффициента не превышают нуля, то за меру сходства можно брать его абсолютное значение. Г. Н. Зайцев (1964) применил этот коэффициент для сравнения сходства районов «Флоры СССР» (1934) по числу видов папоротникообразных и голосеменных.

Более сложным выглядит показатель Престона (Preston, 1962):

$$N_{a+b}^{\frac{1}{z}} = N_a^{\frac{1}{z}} + N_b^{\frac{1}{z}}, \tag{6}$$

где N_a и N_b — числа видов в первой и второй флорах; N_{a+b} — общее число видов в двух флорах (т. е. в общем для двух флор списке); z — константа, выведенная Престоном для логарифмически нормального распределения. Поскольку значения N_a, N_b и N_{a+b} находятся при составлении флористических списков, то вся задача сводится к нахождению величины z[1], которая варьирует в пределах от 0 до 1. Престон показал, что при $z=0.27$ флоры (фауны) статистически однородны. Чем меньше эмпирическое значение z относительно критической величины 0.27, тем однороднее флоры, чем больше — тем сильнее их различие. Поэтому величина z может считаться мерой различия, а величина $1-z$ — мерой сходства двух флор. При пользовании данным коэффициентом достаточно подсчитать значения $N_a : N_{a+b}$ и $N_b : N_{a+b}$, после чего величину z находят по специальной таблице (Preston, 1962; Скоробогатов, 1970).

Наконец, в наших целях вполне возможно использование предложенного В. И. Василевичем (1969) показателя, с помощью которого измеряется опять-таки степень различия, а не степень сходства. Мера различия двух флор рассматривается здесь как расстояние между ними в двумерной системе координат, задаваемое геометрической формулой

$$D = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}. \tag{7}$$

Практически нам достаточно найти число видов, по которым две флоры отличаются друг от друга:

$$D = \sqrt{a + b}, \tag{8}$$

где a — число видов, встречающихся только в первой флоре; b — число видов, встречающихся только во второй флоре. Нижним пределом этого показателя служит нуль (означающий полное сходство флор!), а верхний предел зависит от числа видов во флорах, что вызывает некоторое неудобство при использовании данного коэффициента в чистом виде. Выход из положения заключается в следующем. Максимальная разница между двумя флорами достигается в том гипотетическом случае, когда они не совпадают ни по одному виду:

---

[1] Как отмечает Л. И. Малышев (1972), показатель z Престона тождествен одноименной константе (экспоненте) из уравнения Аррениуса (Arrhenius, 1920), отражающего зависимость числа видов от площади.

$$D_{\max} = \sqrt{a' + b'}, \tag{9}$$

где a' и b' — число видов в одной и другой флорах. Если теперь значение D выразить в процентах от $D_{\max}$, получив тем самым новую величину $D\%$, то мера сходства двух флор определится формулой:

$$D' = 100 - D\%. \tag{10}$$

Эту величину, имеющую пределы от 0 до 1 (или от 0 до 100%), уже гораздо удобнее использовать в качестве коэффициента сходства для дальнейших биометрических построений.

Обратим теперь внимание на то, что, хотя математическая основа шести рассматриваемых коэффициентов сходства различна (что ведет к получению разных величин при сравнении с их помощью одной и той же пары флор и делает показатели несопоставимыми), все они в конечном счете используют одинаковые исходные параметры флор. Поэтому существует возможность унификации символики посредством выражения этих коэффициентов через стандартные обозначения. Эта процедура, помимо ликвидации разнобоя в обозначениях одних и тех же величин, должна четко показать различия применяемых математических аппаратов и облегчить сравнение получаемых по разным формулам коэффициентов.

Возьмем за основу приоритетные обозначения Жаккара (1901), добавив к ним лишь одно новое:

a — число видов в одной флоре;

b — число видов в другой флоре:

c — число общих для двух флор видов (т. е. видов, встречающихся и в первой и во второй флорах);

d — общее (суммарное) число видов в двух флорах (т. е. число видов в общем для двух флор списке).

Тогда:

$d—b$ — число видов, специфичных для первой флоры;

$d—a$ — число видов, специфичных для второй флоры. Заметим также, что $c=a+b-d$ и $d=a+b-c$.

Путем подстановки стандартных обозначений в формулы (2—8) получаем унифицированные выражения для рассматриваемых коэффициентов:

коэффициент Жаккара

$$K_j = \frac{c}{a+b-c} = \frac{c}{d}, \tag{11}$$

коэффициент Сёренсена—Чекановского

$$K_{sc} = \frac{2c}{a+b} = \frac{2(a+b-d)}{a+b}, \tag{12}$$

коэффициент Экмана

$$Э = \frac{2d-a-b}{a+b-d} = \frac{2d-a-b}{c}, \tag{13}$$

коэффициент Стугрена—Радулеску

$$\rho_s = \frac{3d-2a-2b}{a+b-c} = \frac{3d-2a-2b}{d}, \tag{14}$$

показатель Престона

$$N_d^{\frac{1}{z}} = N_a^{\frac{1}{z}} + N_b^{\frac{1}{z}} \tag{15}$$

(практически здесь рассчитываются отношения $N_a : N_d$ и $N_b : N_d$, после чего значения z находятся по упомянутой ранее таблице);

расстояние Василевича

$$D = \sqrt{2d - a - b} = \sqrt{a + b - 2c}. \tag{16}$$

Таким образом, для расчета данных коэффициентов достаточно знать 3 параметра сравниваемых флор: *a*, *b*, *c* или *a*, *b*, *d*.

При сравнении унифицированных формул наглядно видны различия в их математическом построении. Разумеется, должны отличаться и величины, получаемые с их помощью для одного и того же сравнения флор. Но как сказывается эта разница в числовом значении коэффициентов на окончательных выводах?

Рассмотрим конкретный пример. Детальное изучение флоры Псковской области (Миняев, 1970; Миняев, Шмидт, 1970; Баранова, Миняев, Шмидт, 1971) позволило выделить (и математически обосновать это выделение) на ее территории семь флористических районов (рис. 1). Необходимые для расчета коэффициентов сходства исходные данные приведены в табл. 1.

Пользуясь формулами (11—16), приходим к корреляционным матрицам, в которые сведены полученные коэффициенты (табл. 2, 3 и 4). Из приведенных таблиц видно, что абсолютные значения коэффициентов сходства одних и тех же районов достаточно различны. Тем не менее, если на основе этих коэффициентов воспользоваться методом максимального корреляционного пути (Выханду, 1964), то в пяти случаях из шести мы получаем совершенно одинаковый дендрит (рис. 2, *а*), отражающий связи между наиболее сходными по составу флоры районами. Одинаковы и корреляционные плеяды, на которые распадается этот дендрит по мере повышения уровня связи. Применительно к данному случаю можно сделать следующие

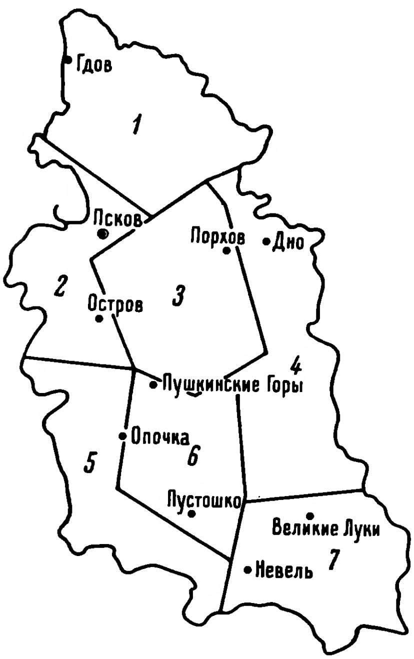


Рис. 1. Флористические районы Псковской области.

1 — Северный, *2* — Западный, *3* — Центрально-Судомский, *4* — Восточный, *5* — Юго-Западный, *6* — Центрально-Бежаницкий, *7* — Юго-Восточный.

ТАБЛИЦА 1

Исходные количественные характеристики флористических районов Псковской области

Показатели и районы		d						
		1	2	3	4	5	6	7
c	1	**853**	1043	880	866	907	937	942
	2	813	**1003**	1021	1012	1027	1050	1054
	3	689	698	**716**	749	821	865	861
	4	673	677	653	**686**	809	860	855
	5	720	750	669	651	**774**	881	881
	6	757	794	692	667	734	**841**	930
	7	749	787	693	669	731	749	**838**

Примечание. По главной диагонали жирным шрифтом выделены числа видов в каждом районе.

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты Жаккара (K_j) и Сёренсена—Чекановского (K_{sc}) для флористических районов Псковской области

Показатели и районы		K_j						
		1	2	3	4	5	6	7
K_{sc}	1		0.78	0.78	0.78	0.79	0.81	0.80
	2	0.88		0.68	0.67	0.73	0.76	0.75
	3	0.88	0.81		0.87	0.81	0.80	0.80
	4	0.87	0.80	0.93		0.80	0.78	0.78
	5	0.89	0.84	0.90	0.89		0.83	0.83
	6	0.89	0.86	0.89	0.87	0.91		0.81
	7	0.89	0.85	0.89	0.88	0.91	0.89	

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты Экмана (1—Э) и Стугрена—Радулеску (ρ_s) для флористических районов Псковской области

Показатели и районы		1 — Э						
		1	2	3	4	5	6	7
$\vert\rho_s\vert$	1		0.72	0.72	0.71	0.74	0.76	0.74
	2	0.56		0.54	0.51	0.63	0.68	0.66
	3	0.57	0.37		0.85	0.77	0.75	0.76
	4	0.55	0.34	0.74		0.76	0.71	0.72
	5	0.59	0.46	0.63	0.61		0.80	0.79
	6	0.62	0.51	0.60	0.55	0.67		0.76
	7	0.59	0.49	0.61	0.56	0.66	0.61	

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты Престона (1—z) и расстояния Василевича (D') для флористических районов Псковской области

Показатели и районы		D'						
		1	2	3	4	5	6	7
1—z	1		64.8	65.1	64.6	66.1	67.4	66.2
	2	0.86		56.7	55.5	60.5	62.9	61.9
	3	0.87	0.83		73.8	68.1	66.6	67.1
	4	0.88	0.85	0.91		67.1	64.5	65.1
	5	0.85	0.86	0.86	0.87		69.8	69.5
	6	0.86	0.85	0.87	0.88	0.88		67.2
	7	0.84	0.83	0.88	0.88	0.88	0.85	

выводы: 1) наибольшее сходство обнаруживают Центрально-Судомский и Восточный, наименьшее — Западный и Восточный, а также Западный и Центрально-Судомский районы; 2) наиболее специфичны и обособлены от других районов Северный и особенно Западный флористические районы. Оба вывода биологически обоснованы и отражают флористические особенности различных частей Псковской области (Миняев, 1970; Баранова, Миняев, Шмидт, 1971).

По-видимому, следует признать, что использование в интересующих нас целях коэффициентов Жаккара, Сёренсена—Чекановского, Экмана, Стугрена—Радулеску и расстояния Василевича дает практически одинаковые результаты и в принципе допустимо пользоваться любым из этих показателей. Однако разрешающая способность их несколько различна, в чем легко убедиться, найдя разницу максимальных и минимальных значений разных коэффициентов в табл. 2,3 и 4. Диапазон изменчивости коэффициента Жаккара составляет в нашем примере 0.20, коэффициента Сёренсена—Чекановского — 0.13, коэффициента Экмана — 0.34, коэффициента Стугрена—Радулеску — 0.40 и расстояния Василевича — 0.18. Следовательно, наибольшим дифференцирующим свойством обладает коэффициент Стугрена—Радулеску, которому и следует отдать некоторое предпочтение (особенно при сравнении близких флор).

Совершенно иначе обстоит дело с коэффициентом Престона. В нашем примере с флористическими районами Псковской области использование

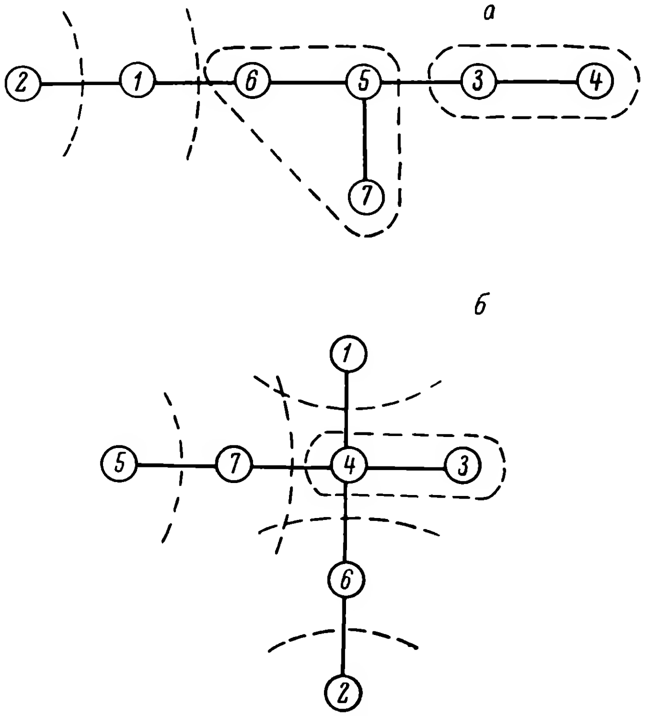


Рис. 2. Максимальный корреляционный путь, показывающий степень наибольшего сходства между флористическими районами Псковской области, полученный посредством применения коэффициентов Жаккара, Сёренсена—Чекановского, Экмана, Стугрена—Радулеску и расстояния Василевича (*а*) и показателя Престона (*б*).

Обозначения районов те же, что на рис. 1. *Пунктиром* показано вычленение районов и выделение корреляционных плеяд при повышении уровня связи.

показателя z приводит к построению дендрита (рис. 2, *б*), серьезно отличающегося от схемы, полученной в 5 других случаях, и не находящего удовлетворительного биологического истолкования. Улавливая вычленение наиболее обособленных Западного и Северного районов и выделяя плеяду, состоящую из Центрально-Судомского и Восточного районов, он не подчеркивает наличие второй плеяды, полученной с помощью всех других коэффициентов сходства. Похоже, что показатель Престона достаточно чувствителен к крайностям, но слабо реагирует на разницу в связях средней величины. Такое предположение подкрепляется еще и тем, что диапазон варьирования величины $1 - z$ в нашем частном случае (табл. 4) составляет всего 0.08 и, следовательно, разрешающая способность этого показателя по сравнению с другими является наименьшей. Эту способность можно повысить, рассчитывая большее число десятичных знаков (что не нашло отражения в табл. 4, но фактически было сделано при построении дендрита, ибо эта таблица содержит слишком много одинаковых значений $1 - z$); но эта операция не диктуется степенью точности исходных данных, и, кроме того, чрезвычайно трудоемка, так как требует сложной криволинейной интерполяции табличных данных (Preston, 1962; Скоробогатов, 1970), рассчитанных для z с интервалом 0.02.

Другая причина, заставляющая скептически относится к коэффициенту Престона, была сформулирована Грейг-Смитом (1967 : 208), указавшим, что этот показатель основан на недоказанном предположении о логарифмически нормальном распределении и ценность его можно проверить только на опыте. Наш опыт показывает, что данный показатель нельзя рекомендовать для сравнения мелких и достаточно сходных по систематическому составу флор. Возможно, он и пригоден для сравнения крупных или заметно различающихся по составу флор и фаун (см. Скоробогатов, 1970), но при наличии более мощных и к тому же более просто вычисляемых показателей вряд ли возникает необходимость его использования.

В заключение отметим, что произведенная нами унификация символики в формулах коэффициентов сходства открывает принципиальную возможность прямого пересчета одних показателей в другие, что делает их сопоставимыми. Подбор и расчет переходных функций — дело весьма сложное и мы ограничимся пока лишь одним примером.

Зависимость между коэффициентами Сёренсена—Чекановского ($K_{вс}$) и Стугрена—Ралулеску ($\rho_в$) оказалась параболической и хорошо интерполируемой кривой второго порядка по методу наименьших квадратов. Это позволило получить следующие формулы для перевода одного коэффициента в другой:

$$K_{вс} = 0.6687 - 0.4833\rho_в - 0.1663\rho_в^2$$

$$\rho_в = 0.9720 - 0.5773K_{вс} - 1.3580K_{вс}^2.$$

Проверка показывает, что точность перехода к другому показателю составляет 0.02 (обычно не более 0.01) в первом и 0.03 чаще всего 0.01—0.02) во втором случаях.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Е. В., Н. А. Миняев, В. М. Шмидт. (1971). Флористическое районирование Псковской области на фитостатистической основе. Вестн. ЛГУ, 9 : 30—40. — Бернштейн А. (1968). Справочник статистических решений. — Бешел Р. (1969). Флористические соотношения на островах Неоарктики. Бот. ж., 54, 6 : 872—891. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Вельдре С. Р. (1964). О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки Phrynocephalus mystaceus (Pallas, 1776). В сб.: Применение математич. методов в биологии, 3 : 75—85. — Выханду Л. К. (1964). Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В сб.: Применение математич. методов в биологии, 3 : 19—22. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. инст. Азерб. ФАН СССР, 1. — Зайцев Г. Н. (1964). Опыт применения формулы Экмана в региональной ботанической географии. В сб.: Применение математич. методов в биологии, 3 : 100—104. — Заки М. А., В. М. Шмидт. (1972). О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья, I. Методика и анализ структуры 5 региональных и 11 локальных флор. Вестн. ЛГУ, 9 : 57—69. — Заки М. А., В. М. Шмидт. (1973). О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья, II. Анализ структуры ведущих семейств и родов 10 региональных флор. Вестн. ЛГУ, 9 : 47—57. — Козловская Н. В., В. И. Парфенов. (1971). Географические связи и видовая общность флоры Белоруссии. В сб.: Ботаника, 13. Минск. — Коровин С. Е. (1971). Западный Тянь-Шань как арена флорогенеза (к проблеме флорогенетических критериев районирования горных территорий). Автореф. докт. дисс. — Малышев Л. И. (1969). Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов. Бот. ж., 54, 8 : 1137—1147. — Малышев Л. И. (1972). Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях. Бот. ж., 57, 2 : 182—197. — Миняев Н. А. (1970). Общая характеристика флоры и флористическое районирование Псковской области. В кн.: Конспект флоры Псковской области. — Миняев Н. А., В. М. Шмидт. (1970). Краткая история исследования флоры Псковской области. В кн.: Конспект флоры Псковской области. — Ребристая О. В., В. М. Шмидт. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11 : 1353—1364. — Ростова Н. С., Н. Н. Попова. (1971). Применение непараметрических методов анализа корреляции в ботанических исследованиях. В сб.: Количественные методы анализа растительности, II. Рига. — Скоробогатов Я. И. (1970). Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, 9 : 137—141. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: Применение математич. методов в биологии, 1 : 27—36. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1 : 111—124. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора Центральной части Восточного Таймыра, ч. 1 и 3. Тр. Полярн. комисс., 8 (1932), 25 (1935). — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9 : 71—83. — Флора СССР, (1934). I. — Шмидт В. М. (1972). О площади конкретной флоры. Вестн. ЛГУ. 3 : 57—66. — Arrhenius O. (1920). Distribution of the species over the area. Medd. från. K. Vetens. Akad. Nobelinstitut, 4, H1, 7 : 1—6. — Czekanowski J. (1913). Zarys metod statystycznyck. — De Candolle A. (1855). Geógraphie botanique raisonnée. — Ekman S. (1940). Begründung einer statistischen Methode in der regionalen Tiergeographie nebst einer Analyse der polärarktischen Steppen- und Wüstenfauna. Nova Acta Reg. Soc. Sci. upsaliensis, (4), 12, 2. — Jaccard P. (1901). Distribution de la flore alpine dans le Bassin de Dranses et dans quelques regions voisines. Bull. Soc. vaudouse Sci., natur., 37. — Kendall M. G. (1938). A new measure of rank correlation. Biometrica, 30. — Kendall M. G. (1948). Rank correlation methods. — Kendall M. G. (1955). Rank correlation methods, 2-d ed. — Lebrun J. (1960). Sur la richesse de la flore de divers territoires africaines. Acad. Royal. Sci. d'outre mer. Bull. séances, nouv. sér., VI, 4. — Preston F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 43, 3 : 185—215, 410—432. — Sørensen T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content. Konigl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. krifter, 5, 4. — Stugren B., M. Radulescu. (1961). Metode matematice in zoogeografia regionala. Studii si cercentari de biologie, 1 : 8—24.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 7 III 1973.

SUMMARY

The most important quantitative indices used in comparative studies of floras were examined. These indices may be divided into 4 groups: 1) indices of floristic richness, 2) indices of taxonomic diversity, 3) coefficients of similarity of taxonomic structure, 4) coefficients of similarity of floras as a whole.

The essence, peculiarities and the sphere of application of a number of indices were determinated. The objective results of their usage can be obtained only in case of biological comparability of floras. When the method of concrete floras is used, this comparability is achieved automatically, because all concrete floras are statistically comparable independently of their areas.

The unification of symbols in formulas of similarity coefficients was made, and the insufficient capacity of Preston's coefficient (1962) was shown.

УДК 912 : 576.744 : 581.524.4 : 631.4 (470.51+470.53+470.342)

А. С. Карпенко

ИЗУЧЕНИЕ СВЯЗИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И МЕХАНИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОЧВ В СРЕДНЕМ ПРЕДУРАЛЬЕ ПУТЕМ СОПОСТАВЛЕНИЯ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ И ПОЧВЕННОЙ КАРТ

A. S. KARPENKO. THE STUDY OF CONNECTION BETWEEN VEGETATION AND SOIL TEXTURE IN THE MIDDLE CIS-URAL REGION BY MEANS OF COMPARING VEGETATION AND SOIL MAPS

Сопоставление среднемасштабной геоботанической и почвенной карт на территории Среднего Предуралья проведепо выборочным методом. Полученные количественные показатели частоты совместной встречаемости подразделений растительности и почв обработаны графически и статистически. Установлены связи каждого подразделения лесной растительности с механическим составом почв.

Геоботаническая карта, синтезирующая обширный материал, заключает в себе большую информацию о растительном покрове. Глубокий и разносторонний анализ ее дает большие возможности для дальнейшего изучения закономерностей распределения растительности. Он позволяет детализировать с применением количественных методов пространственное размещение тех или иных сообществ, а в ряде случаев анализ карты помогает выявить новые черты и закономерности распределения растительности.

Методические вопросы анализа геоботанических карт мало привлекают внимание отечественных геоботаников, хотя в печати давно и неоднократно подчеркивалась важность их разработки (Rey, 1957; Emberger, Long, 1962; Delpoux, 1967; Сочава, 1970 а,б, 1971; Кюхлер, 1971).

Одним из приемов анализа геоботанической карты является сопоставление ее с другими тематическими картами (Карпенко, 1973). В данной статье мы осветим некоторые возможности, которые дает анализ среднемасштабной геоботанической карты при сопоставлении ее с почвенной картой того же масштаба.

Из всей информации, заключенной в почвенной карте, мы взяли для анализа только сведения о механическом составе почв, как наиболее существенно влияющем на размещение растительных сообществ. Изучение связей растительности и механического состава почв важно для решения многих вопросов геоботаники, почвоведения и других дисциплин. Известно, что эти связи различны в разных природных районах. Поэтому выявленные для одной территории закономерности можно переносить на другую крайне осторожно. Например, хорошо известно, что на северо-западе европейской части СССР еловые леса избегают песков; здесь существует довольно четкая приуроченность к песчаным и супесчаным почвам сосняков, в которых ель образует примесь в небольшом количестве и то лишь на двучленных отложениях при мощности песка (или супеси) около 0.5 м (или менее). При полевых работах в Кировской области, находящейся в тех же зональных условиях, мы столкнулись с другим фактом — довольно широким распространением темнохвойных (еловых и пихтово-еловых) лесов на почвах легкого механического состава при мощности последних, значительно превышающей 0.5 м.

Это явление заинтересовало нас и побудило заняться им специально. Кроме того, в процессе картирования растительности Среднего Предуралья [1] появилась необходимость разобраться в связях растительности с почвами для решения ряда конкретных вопросов составления карт, например, вопроса о строгости согласования контуров и возможности выделения сельскохозяйственных земель, возникших на месте темнохвойных и сосновых лесов, по данным почвенной карты.

Целостной и достаточно обоснованной картины связи растительности с механическим составом почв в Среднем Предуралье по имеющимся публикациям составить не удалось. Приводимые в них сведения отрывочны, локальны и, как правило, содержат недостаточные количественные и пространственные характеристики. Наибольшее внимание этим связям в Кировской области уделил Г. И. Горев (1964, 1965, 1969), некоторые сведения есть и в публикациях других исследователей (Фокин, 1929; Лобастов и др., 1965; Сапожников, 1968, и др.).

В основу настоящей статьи положен сопряженный анализ одномасштабных геоботанической и почвенной карт для всей территории Среднего Предуралья. Среднемасштабная геоботаническая карта выполнена автором статьи при участии Т. К. Юрковской (болота) и В. В. Липатовой (пойменные ряды) под редакцией Е. М. Лавренко. При ее составлении учтены все картографические и литературные материалы, а также результаты специальных полевых исследований. Методические особенности составления этой карты изложены в специальной статье применительно к ее части — карте растительности Удмуртской АССР (Карпенко, 1971). Среднемасштабная почвенная карта составлена в 40—50-х годах коллективом авторов под редакцией Л. И. Прасолова и И. П. Герасимова. Более поздних почвенных карт ни для всей анализируемой территории, ни для ее более или менее крупных частей не появилось. В связи с меньшей динамичностью почвенного покрова по сравнению с растительным разрыв во времени составления карт примерно в 20 лет не препятствует их совместному анализу.

Сопоставление карт велось выборочным методом. Он основан на том, что всякая карта может рассматриваться как совокупность бесчисленного множества точек, определенная доля которых приходится на ту или иную категорию отраженных на карте признаков и явлений (Дмитриев, 1965, 1968). Этот прием сопоставления карт широко используется в геологической и геоморфологической картографии. Для сопоставления геоботанической карты с другой тематической картой он впервые был использован Д. Л. Армандом в 1950 г. (для сопоставления с картой распределения солнечной радиации) и затем А. М. Берлянтом в 1970 г. (для сопоставления с почвенной картой). Заметим, что они не геоботаники и их основные исследования далеки от науки о растительном покрове. Тем не менее именно Арманд и Берлянт показали воможности, заключенные в этом приеме сопоставления карт. В этом плане представляют также методический интерес работы Ю. А. Мещерякова и Л. Е. Сетунской (1960) и Е. А. Дмитриева (1968).

Практически выборочный метод осуществлялся путем наложения на карту прозрачной катографической основы того же масштаба, что и сопоставляемые карты, с равномерно нанесенными на нее точками. У каждой точки надписывались условные индексы сравниваемых явлений; при этом сравнение проводилось путем последовательного наложения прозрачной основы сначала на одну, а потом на другую тематическую карту. Дальнейшей обработке подвергались количественные показатели частоты встречаемости определенных пар индексов, снятые с прозрачной основы.

Благодаря прозрачной основе с равномерно нанесенными точками мы получили для каждого из закартированных подразделений растительности и почв количество точек их совместной встречаемости пропорционально занимаемой ими площади. Мы наносили точки через 1 см, поэтому каждая из них представляет постоянную для всех точек площадь — около 100 м^2.

---

[1] В данной работе к Среднему Предуралью мы относим Кировскую и Пермскую (равнинная часть) области и Удмуртскую АССР.

В дальнейшем сведения с прозрачной основы были перенесены в специальную таблицу данных о совместной встречаемости подразделений растительного и почвенного покровов (табл. 1).

В этой таблице столбцы соответствуют подразделениям растительности, строчки — почвенным разностям по механическому составу, на пересечениях строк и столбцов, отмечено количество точек, имеющих одинаковые пары индексов, т. е. указаны частоты встречаемости каждого подразделения растительности на каждой почвенной разности.

Заметим, что в табл. 1 включены только сведения о современном естественном растительном покрове; сведения по сельскохозяйственным землям, на которых особым способом показывается восстановленный растительный покров, не учитывались, так как «восстановление» покрова менее достоверно и обычно делается с учетом почвенной карты. Кроме того, в табл. 1 объединены исходные хвойные леса с возникшими на их месте производными (мелколиственными и частично широколиственными). Такая схематизация подразделений растительности за счет обобщения подразделений, связанных с воздействием человека, обусловлена стремлением выявить реакцию основных природных категорий растительного покрова на механический состав почв. Она сохранена и в других таблицах (табл. 2, 3 и 4) и на рисунках (рис. 1, 2 и 3).

Несмотря на то что сопоставлялись одномасштабные карты, выполненные в одной проекции с незначительными расхождениями картографических основ, мы отдаем себе отчет в том, что имеется ряд ошибок, размер которых мы не можем вычислить, но которые не позволяют считать полученные цифры абсолютными, наши данные отражают лишь общую картину. Ошибки могут быть заключены в обеих сопоставляемых картах, быть следствием недостатка материалов или же допущенной при обобщении неточности.

Данные табл. 1 показывают, что наиболее распространены в Среднем Предуралье пихтово-еловые южнотаежные и подтаежные леса на глинистых и суглинистых почвах (соответственно 111 и 112 точек) и сосновые средне- и южнотаежные на песчаных почвах (138 точек). Однако в сумме они составляют 24% всех точек, приходящихся на ныне существующую естественную растительность. Остальные же цифры в табл. 1 показывают бóльшую пластичность сообществ относительно механического состава почв. Особенно обращает на себя внимание значительное распространение темнохвойных лесов на почвах легкого механического состава — песчаных и супесчаных (251 точка, или 16% всех точек), не говоря уже о песчаных и супесчаных, развивающихся на двучленных отложениях (их еще 218 точек, или 14%); в сумме это составляет 30% всех точек естественной растительности или более 40% всех точек, приходящихся на темнохвойные леса! При полевых работах мы отметили это явление, однако размер его стал ясен только после сопоставления карт.

Вместе с тем и сосновые леса, будучи в основном связаны с песчаными почвами, встречаются также на суглинистых и глинистых почвах; здесь отмечено 45 точек, что составляет 4% от всех точек естественной растительности или 16% всех точек сосновых лесов.

Табл. 1 выявила также большой разброс цифр, относящихся к болотам, которые совмещаются почти со всеми разностями почв по механическому составу, и лишь 9 точек из 31 приходится на собственно торфяно- и торфянисто-глеевые почвы. Здесь сказывается, видимо, использование при составлении геоботанической карты новых и более точных материалов по очертаниям болот, какими не располагали в свое время почвоведы, составлявшие среднемасштабную карту.

Разброс цифр, характеризующих приуроченность пойменных рядов сообществ к почвам, меньше: 40 точек из 54 приходится на аллювиальные почвы. Данные о наличии пойменных рядов растительности вне аллю-

ТАБЛИЦА 1

Фактические (эмпирические) данные о совместной встречаемости подразделений растительного и почвенного (по механическому составу) покровов в Среднем Предуралье

Подразделения почвенного покрова	Подразделения растительного покрова												
	Темнохвойные леса								Светлохвойные леса				
	среднетаежные			южнотаежные			подтаежные		таежные	подтаежные			
	еловые зеленомошные кустарничковые	пихтово-еловые зеленомошные кустарничковые	еловые долгомошные и сфагновые травяные	еловые травяно-кустарничковые	пихтово-еловые кустарничково-травяные	еловые долгомошные и сфагновые кустарничковые	пихтово-еловые сложные и липово-пихтово-еловые неморально-травяные	дубравы	сосновые зеленомошные, долгомошные и сфагновые кустарничковые	сосновые кустарничково-травяные	болота	пойменные ряды сообществ	Всего
Глинистые и тяжелосуглинистые	6	18	9	2	111	7	112	0	9	1	7	2	284
Средне- и легкосуглинистые	21	17	20	20	165	7	80	3	35	0	1	2	371
Песчаные и супесчаные на двучленных отложениях	64	31	12	42	64	3	2	0	35	0	1	1	255
Супесчаные	1	3	0	2	30	1	27	0	4	3	0	1	72
Песчаные	4	5	15	16	65	7	75	0	138	9	7	7	349
Различного механического состава (частая смена ледниковых и водно-ледниковых отложений)	0	0	0	1	15	0	0	0	1	1	0	0	18
Торфяно- и торфянисто-глеевые	2	1	7	2	8	4	10	0	14	0	9	1	58
Аллювиальные	0	1	5	0	14	2	8	0	14	6	6	40	96
Всего	98	76	68	85	472	31	314	3	250	20	31	54	1502

виальных почв являются следствием некоторых расхождений картографических основ и, возможно, различий в генерализации на геоботанической и почвенной картах. Однако то, что на многих участках аллювиальных почв геоботаники показывают не пойменные ряды, а различные леса связано не столько с отмеченными выше обстоятельствами, сколько с тем, что геоботаники понимают пойменные ряды более узко, чем почвоведы — аллювиальные почвы.

В силу изложенных выше несоответствий данные по болотам и поймам из дальнейшего анализа исключены.

Таким образом, табл. 1 позволяет сделать некоторые общие выводы, однако наглядность табличной формы подачи материала невелика. Поэтому мы применили также графический способ анализа количественных данных для основной части таблицы, охватывающей леса, кроме дубрав, в силу их крайне малого распространения (рис. 1). На рис. 1[1] по оси ординат отложены основные разности почв по механическому составу с учетом занимаемой ими площади. По оси абсцисс для каждого подразделения лесной растительности отложены соответствующие частоты их встречаемости на каждой разности почв. По этим данным построена кривая распределения, для удобства чтения зеркально удвоенная. Получилась наглядная картина связи растительности с механическим составом почв. Такой тип диаграммы Д. Л. Арманд (1950) назвал «диаграммой пиявок», он же подробно изложил технику ее составления.

Площадь каждой фигуры на рис. 1 в общем пропорциональна площади, занимаемой данным подразделением растительности, и наглядно показывает его удельный вес в сохранившемся растительном покрове Среднего Предуралья.

Очертания фигур позволяют выявить степень приуроченности подразделений растительности к почвенным разностям: утолщения соответствуют почвам, на которых данное подразделение растительности встречается чаще всего, тонкие «хвосты» и перетяжки, наоборот, соответствуют почвенным условиям, в которых оно встречается мало.

Рассмотрим, что же дает диаграммное изображение результатов сопоставления геоботанической и почвенной карт.

1. Обращает на себя внимание индивидуальность фигур на рис. 1. Это говорит как об естественной обособленности каждого из закартированных подразделений растительности, так и об особой реакции каждого из них на механический состав почв.

2. Нет ни одного подразделения лесов, которое было бы приурочено к какой-то одной почвенной разности, и есть лишь одно, допускающее колебания механического состава в узких пределах — это сосновые подтаежные леса (рис. 1, *9*). Кроме них, все остальные леса отличаются известной пластичностью — фигуры вытянуты по вертикали через несколько почвенных разностей.

3. Растительные сообщества, находящиеся в условиях повышенного увлажнения (средне- и южнотаежные еловые долгомошные и сфагновые леса — рис. 1, *3* и *6*), в наименьшей степени реагируют на изменения механического состава почв: их фигуры тонкие, почти равномерно вытянутые через все почвенные разности с пережимами только в области супесчаных, т. е. мало здесь распространенных почв.

4. Темнохвойные леса, свойственные дренированным местообитаниям (рис. 1, *1*, *2*, *4*, *5* и *7*), проявляют более определенную зависимость от механического состава почв: их фигуры имеют четко выраженные расширения.

5. Хотя все основные подзональные типы темнохвойных дренированных лесов (рис. 1, *2*, *5*, *7*) лежат в общем в одних и тех же пределах механического состава почв, их максимумы распространения различны: так максимум распространения пихтово-еловых среднетаежных лесов (*2*) при-

---

[1] Рисунки к статье выполнены Н. М. Калиберновой и Н. И. Андреевой под руководством А. А. Гербиха.

ходится на почвы песчаные и супесчаные на двучленных наносах, у пихтово-еловых южнотаежных лесов (*5*) — на средне- и легкосуглинистые почвы, у пихтово-еловых подтаежных лесов (*7*) — на глинистые и тяжелосуглинистые почвы.

6. Выделяются особо два флористически более бедных варианта подзональных лесов (рис. 1, *1* и *4*) — еловые средне- и южнотаежные с повышенной ролью бореальных кустарничков, более развитым моховым покровом, отсутствием (как правило) пихты сибирской и почти постоянной примесью сосны. Они являются в какой-то мере и эдафическими вариантами подзональных лесов. Их максимум распространения приходится на песчаные и супесчаные почвы, развившиеся на двучленных отложениях; на глинистых и тяжелосуглинистых почвах их распространение сходит на нет. Определенное подобие их фигур говорит о некоторой близости этих вариантов лесов по отношению к механическому составу почв; заметим, что и фитоценотически они близки, что создает большие трудности при их разграничении в целях картирования.

7. Рис. 1 позволяет также выделить почвы, с которыми связано среднее по частоте встречаемости распространение различных подразделений лесов, и их минимальное распространение, сходящее на нет.

8. Совсем особую конфигурацию на рис. 1 имеют сосновые таежные леса (рис. 1, *8*) — они образуют фигуру, перевернутую относительно фигур темнохвойных лесов. Максимальное распространение их связано с песчаными почвами.

Фигуры трех основных подзональных типов темнохвойных лесов (рис. 1, *2*, *5*, *7*) мы дополнили контурами внутри них, изображающими приуроченность к почвам сохранившихся темнохвойных лесов. Таким путем наглядно показано соотношение площадей темнохвойных лесов и возникших на их месте производных мелколиственных и отчасти широколиственных лесов. Темнохвойные «ядра» этих фигур в общем повторяют их общие очертания, но вместе с тем позволяют строже судить о приуроченности к почвам этих лесов. Это особенно важно для нижних частей фигур, изображающих связь темнохвойных лесов с почвами легкого механического состава, так как возникает вопрос: не могло ли число точек этих лесов на песках увеличиться за счет отнесения (в процессе составления карты растительности) некоторых контуров производных лесов, возникших на месте сосновых, к темнохвойным? Следует заметить, что геоботаники при установлении исходных для мелколиственных лесов сообществ пользуются сведениями крупномасштабных лесоустроительных и других материалов о характере мелколиственных лесов, о типах небольших участков исходных сообществ, вкрапленных в них, об окружающих массивы мелколиственных лесов темнохвойных древостоях, о положении их относительно форм рельефа, гипсометрического уровня и т. д. Но это не исключает элемента случайности и субъективности. Поэтому мы, обнаружив, что на рис. 1 южнотаежные и подтаежные пихтово-еловые леса оказались приуроченными к пескам, решили по возможности исправить это вписыванием в обобщенные фигуры частных фигур, отражающих приуроченность к почвам только сохранившихся темнохвойных древостоев. Но и это подтвердило в общем ту же связь их с почвами.

Таким образом, графический анализ данных сопоставления геоботанической и почвенной карт выявил многие особенности в приуроченности различных типов лесных сообществ к почвенным разностям (по механическому составу). Однако для более полного и обоснованного заключения о связях растительности с механическим составом почв с оценкой силы этих связей мы применили один из методов вариационной статистики, а именно корреляционный анализ. Статистическая обработка велась под руководством В. И. Василевича, за что выражаем ему глубокую благодарность.

Поскольку обе сопоставляемые карты дают качественную характеристику закартированных объектов, оценку силы связи мы осуществляли путем анализа сопряженности подразделений растительности и почв —

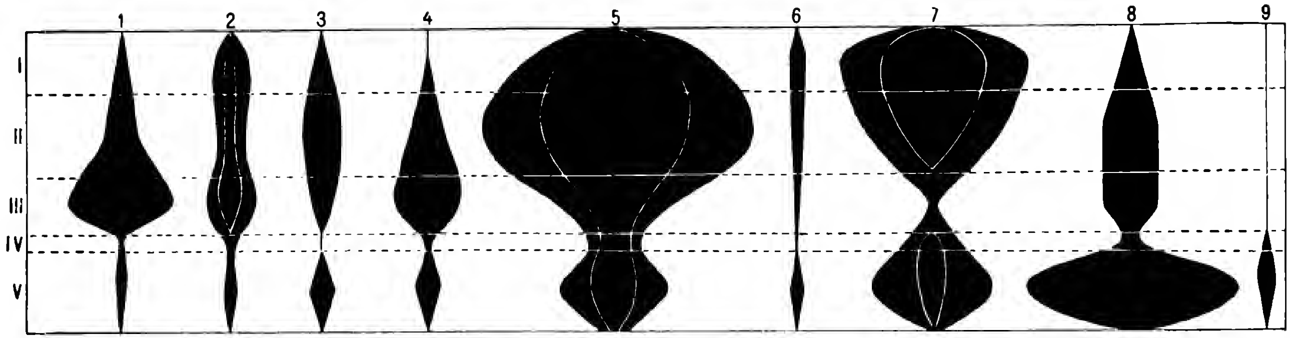


Рис. 1. Совместная эмпирическая встречаемость подразделений растительного (*1—9*) и почвенного (по механическому составу) покровов (*I—V*) в Среднем Предуралье.

Наименования подразделений см. в табл. 2. Подразделения почвенного покрова отложены с учетом занимаемой ими площади на изученной территории. Фигуры трех основных подзональных типов темнохвойных лесов (*2, 5, 7*) дополнены контурами внутри них, изображающими приуроченность к почвам сохранившихся темнохвойных лесов.

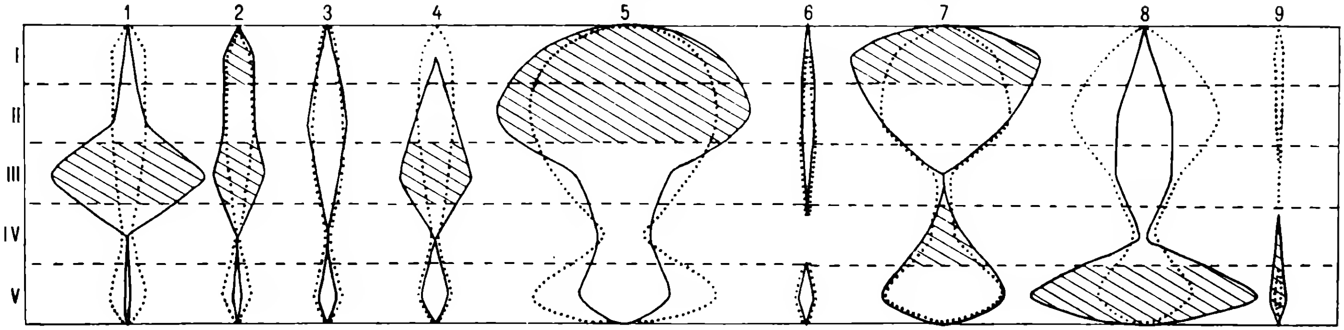


Рис. 2. Сопряженность подразделений растительности (*1—9*) и механического состава почв (*I—V*) в Среднем Предуралье.

Наименования подразделений см. в табл. 2 или 3. *Сплошная линия* — эмпирическое распределение частот встречаемости подразделений лесной растительности на почвах разного механического состава; *пунктирная линия* — теоретическое распределение тех же частот. *Заштрихованы* зоны положительной сопряженности.

корреляции при использовании качественных признаков. В проводившемся до сих пор анализе учитывалось соотношение площадей сравниваемых подразделений (лишь частично, при построении диаграмм на рис. 1, это сделано для почв). При оценке степени сопряженности исходили из следующего: 1) если бы растительные сообщества и механический состав почв не были связаны друг с другом, то встречаемость каждого подразделения растительности по градациям механического состава была бы пропорциональна встречаемости этих градаций; 2) встречаемость отдельных градаций механического состава в пределах разных подразделений растительности была пропорциональна площади отдельных подразделений растительности.

Результаты статистической обработки материала приведены в табл. 2, построенной так же, как и табл. 1. Берлянт (1970) такую таблицу назвал «информационной решеткой».

В таблицу 2 внесена часть данных таблицы 1 о фактическом, или эмпирическом, распределении встречаемости подразделений растительности и почв (верхние цифры в клетках). Затем были высчитаны для каждой клетки ожидаемые частоты встречаемости тех же подразделений (вторые цифры в клетках, стоящие в скобках). Это вычисление проводилось с использованием так называемых таблиц 2×2 (Василевич, 1969, табл. 26). Ожидаемые частоты, или математические ожидания, показывают, сколько раз встретилась бы та или иная комбинация растительности и почв при отсутствии сопряженности, т. е. при независимом распределении по площади подразделений растительности и почв. Чем больше отличается фактическая частота от теоретической, тем труднее объяснить наблюдающиеся различия случайными причинами, тем больше связь между сравниваемыми подразделениями. Знак различий стоит третьим в каждой клетке таблицы 2.

Для того чтобы оценить, насколько сильно отличаются эмпирические и теоретические частоты, т. е. установить степень достоверности их различий, определения арифметической разницы недостаточно; в этих случаях обычно используют метод χ^2 (хи-квадрат). Вычисление велось по В. И. Василевичу (1969).

Величины χ^2 в каждой клетке табл. 2 стоят последними. Так как в основу расчетов положена таблица 2×2, имеющая только одну степень свободы, то критическое значение χ^2 при 5%-м доверительном уровне равно 3.84 (из таблицы вероятностей χ^2). Значения $\chi^2 > 3.84$ при положительном знаке различия эмпирической и теоретической частот говорят о положительной сопряженности сравниваемых подразделений растительности и почв (клетки с такими значениями в табл. 2 выделены рамкой). Значения $\chi^2 > 3.84$ при отрицательном знаке различий эмпирической и теоретической частот говорят о том, что сравниваемые подразделения «избегают» друг друга. Значения $\chi^2 < 3.84$ независимо от знака различий частот говорят о безразличном отношении друг к другу сравниваемых подразделений растительности и почв, когда определенное подразделение растительности встречается на данной почвенной разности так же часто, как и на других, т. е. сопряженность отсутствует.

В обобщенном виде эти выводы изложены в табл. 3. В ней положительные сопряженности обозначены знаком плюс, отрицательные — знаком минус и отсутствие сопряженности — знаком нуль. В случае, если какое-либо подразделение растительности обнаруживало положительную сопряженность с двумя почвенными разностями, нам представлялось интересным узнать, к какой из них оно больше тяготеет. Для этого был дополнительно использован тот же метод таблиц 2×2 и расчет χ^2. В результате этого выяснилось, что только в одном случае (пихтово-еловые зеленомошные среднетаежные леса) из двух положительных сопряженностей одна (с песчаными и супесчаными почвами на двучленных отложениях) оказалась более сильной (в табл. 3 поставлен знак ++); в двух других существенных различий не обнаружено, что означает равную предпочтительность соответствующих почв для сопряженных с ними сообществ.

ТАБЛИЦА 2

Расчет сопряженности подразделений растительного и почвенного (по механическому составу) покровов в Среднем Предуралье

Подразделения почвенного покрова		Подразделения растительного покрова									
		темнохвойные леса							светлохвойные леса		всего
		среднетаежные			южнотаежные			подтаежные	таежные	подтаежные	
		еловые зеленомошные кустарничковые	пихтово-еловые зеленомошные кустарничковые	еловые долгомошные и сфагновые травяные	еловые травяно-кустарничковые	пихтово-еловые кустарничково-травяные	еловые долгомошные и сфагновые кустарничковые	пихтово-еловые сложные и липово-пихтово-еловые неморально-травяные	сосновые зеленомошные, долгомошные и сфагновые кустарничковые	сосновые кустарничково-травяные	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Глинистые и тяжелосуглинистые	I	6 (19) — 10.45	18 (15) + 6.32	9 (13) — 1.51	2 (16) — 20.26	111 (90) + 9.34	7 (5) + 0.82	112 (59) + 71.92	9 (47) — 45.87	1 (4) — 2.57	284
Средне- и легкосуглинистые	II	21 (24) — 0.63	17 (19) — 0.33	20 (17) + 1.22	20 (21) — 0.07	165 (116) + 38.18	7 (7) 0 0.10	80 (77) + 0.20	35 (62) — 29.19	0 (5) — 6.61	371
Песчаные и супесчаные на двучленных отложениях	III	64 (17) + 148.50	31 (13) + 31.75	12 (12) 0 0.07	42 (14) + 69.79	64 (80) — 6.91	3 (5) — 1.02	2 (5) — 36.02	35 (42) — 1.76	0 (3) — 3.77	255
Супесчаные	IV	1 (5) — 3.65	3 (4) — 0.32	0 (3) — 3.33	2 (4) — 1.12	30 (23) + 3.34	1 (1) 0 0.02	27 (15) + 10.64	4 (12) — 6.69	3 (1) + 4.72	72
Песчаные	V	4 (23) — 26.30	5 (18) — 11.98	15 (16) — 0.08	16 (20) — 0.63	65 (109) — 36.23	7 (7) 0 0.09	75 (72) + 0.24	138 (58) + 171.60	9 (5) + 4.32	349
Всего		98	76	68	85	472	31	314	250	20	1502

Примечание. По сравнению с табл. 1 некоторые строки и столбцы опущены, но итоговые суммы оставлены те же. В каждой клетке верхняя цифра — фактическая частота встречаемости, цифра в скобках — теоретическая частота встречаемости, нижняя цифра — величины хи-квадрат. + и — знаки различий между фактической и теоретической частотами встречаемости.

ТАБЛИЦА 3

Сопряженность растительности и механического состава почв

Почвы		Темнохвойные леса							Светлохвойные леса	
		среднетаежные			южнотаежные			подтаежные	таежные	подтаежные
		еловые зеленомошные кустарничковые	пихтово-еловые зеленомошные кустарничковые	еловые долгомошные и сфагновые травяные	еловые травяно-кустарничковые	пихтово-еловые кустарничково-травяные	еловые долгомошные и сфагновые кустарничковые	пихтово-еловые сложные и липово-пихтово-еловые неморально-травяные	сосновые зеленомошные, долгомошные и сфагновые кустарничковые	сосновые кустарничково-травяные
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Глинистые и тяжелосуглинистые	I	—	+	0	—	+	0	+	—	0
Средне- и легкосуглинистые	II	0	0	0	0	+	0	0	—	—
Песчаные и супесчаные на двучленных отложениях	III	+	++	0	+	—	0	—	0	0
Супесчаные	IV	0	0	0	0	0	0	+	—	+
Песчаные	V	—	—	0	0	—	0	0	+	+

Табл. 2 и 3 позволяют легко проследить связи каждого подразделения растительности с механическим составом почв. Так, например, еловые зеленомошные среднетаежные леса предпочитают песчаные и супесчаные почвы на двучленных отложениях, безразличны к средне- и легкосуглинистым и супесчаным почвам и избегают глинистых, тяжелосуглинистых и песчаных почв. Пихтово-еловые среднетаежные леса предпочитают песчаные и супесчаные почвы на двучленных отложениях, а также глинистые и тяжелосуглинистые, безразличны к средне- и легкосуглинистым и супесчаным и избегают песчаных почв.

Табл. 2 и 3 выявляют и ряд более общих закономерностей. Среди темнохвойных лесов дренированных местообитаний среднетаежные и обедненный вариант южнотаежных лесов предпочитают почвы песчаные и супесчаные на двучленных отложениях. А южнотаежные пихтово-еловые (и частично среднетаежные пихтово-еловые) предпочитают почвы более тяжелого механического состава — глины и суглинки. Напомним, что нашими исследованиями охвачены южные районы средней тайги в пределах Пермской и Кировской областей, где среднетаежные темнохвойные леса находятся вблизи южного предела их фитоценотического ареала. Поэтому они занимают здесь чаще всего относительно более бедные почвы легкого механического состава. Иначе себя ведут темнохвойные подтаежные леса, которые обнаруживают положительную сопряженность с весьма различными по механическому составу почвами — глинистыми и тяжелосуглинистыми, с одной стороны, и супесчаными, с другой.

Они избегают песчаных и супесчаных почв на двучленных отложениях и нейтральны по отношению к средне- и легкосуглинистым и песчаным мощным. Это заставляет вспомнить о сборном характере данного подразделения растительности; оно охватывает как пихтово-еловые сложные леса (с подлеском из неморальных видов, с единичным участием широколиственных пород в древостое и значительной ролью неморальных трав в покрове), так и липово-пихтово-еловые леса, в которых широколиственные породы (липа, клен, ильм) наряду с темнохвойными слагают древесный ярус и образуют подлесок, а в покрове преобладают неморальные травы. Первые из них в направлении с севера на юг непосредственно сменяют южнотаежные леса, местами чередуясь с ними, а вторые следуют за ними, тяготея к южным пределам изучаемой территории. Они на нашей карте показаны раздельно, объединены же в начале данного исследования для удобства анализа. Теперь мы сочли необходимым их раздельно проанализировать, чтобы проверить, останутся ли результаты теми же. Для этого мы сделали соответствующую выборку точек на прозрачной основе и выполнили расчеты для установления величины χ^2. Результаты приведены в табл. 4. Заметим, что для большей точности выводов в табл. 4 включены только точки сохранившихся темнохвойных лесов и исключены производные леса.

Не опровергая выводов, сделанных на основании табл. 2 и 3, данные табл. 4 тем не менее позволяют значительно уточнить приуроченность каждого из типов подтаежных лесов к почвенным разностям. Так, выяснилось, что пихтово-еловые сложные леса положительно сопряжены прежде всего с глинистыми и тяжелосуглинистыми почвами и в меньшей степени со средне- и легкосуглинистыми, безразличны к супесчаным почвам и избегают песчаных. В то же время липово-пихтово-еловые леса в общем повторяют закономерности, установленные по табл. 2 и 3 для всех подтаежных темнохвойных и производных от них лесов, т. е. положительно сопряжены как с глинистыми и тяжелосуглинистыми, так и с супесчаными почвами.

Табл. 2 и 3 показывают, что еловые долгомошные и сфагновые леса, как средне-, так и южнотаежные «безразличны» ко всем почвенным разностям; это объясняется тем, что определяющим для их развития является наличие избыточного увлажнения. Однако это безразличие относительное. Можно наметить (по табл. 2) некоторые тенденции, хотя и не вполне достоверные в силу недостатка материала. Например, эти леса имеют тенденцию следовать закономерностям соответствующих подзональных типов лесов дренированных местообитаний, т. е. среднетаежные заболоченные леса в районе наших исследований больше тяготеют к почвам легкого механического состава, а южнотаежные — больше к почвам тяжелого механического состава.

Из табл. 2 и 3 также четко видно, что каждое подразделение темнохвойных лесов (кроме еловых долгомошных и сфагновых) имеет положительную сопряженность с одним или двумя подразделениями почв по механическому составу. Интересно, что из темнохвойных лесов с одной

ТАБЛИЦА 4

Сопряженность подтаежных темнохвойных лесов с механическим составом почв

Почвы		Пихтово-еловые сложные	Липово-пихтово-еловые неморально-травяные
		1	2
Глинистые и тяжелосуглинистые . . .	I	++	+
Средне- и легкосуглинистые	II	+	—
Песчаные и супесчаные на двучленных отложениях	III	—	0
Супесчаные	IV	0	+
Песчаные	V	—	0

почвенной разностью (а именно с песчаными и супесчаными почвами на двучленных отложениях) связаны еловые средне- и южнотаежные леса. Возможно, здесь находит отражение то обстоятельство, что в Среднем Предуралье они встречаются на восточном краю своего фитоценотического ареала и закартированы в среднем масштабе в основном в западных районах изучаемой территории. Напротив, пихтово-еловые средне-, южно- и подтаежные леса, в Среднем Предуралье значительно более распространенные, имеют широкую почвенную амплитуду с положительной сопряженностью каждого из них с двумя почвенными разностями.

Продолжая применять графический способ, мы выполнили диаграммы, иллюстрирующие данные табл. 2 и 3 (рис. 2) и табл. 4 (рис. 3). На них изображено эмпирическое (сплошной линией) и теоретическое (пунктирной линией) распределение частот встречаемости подразделений лесной растительности на почвах разного механического состава. Сохранен принцип построения «диаграмм пиявок», как и на рис. 1, лишь вертикальный масштаб иной — почвенные разности отложены через равные промежутки. Заметим, что изменение этого масштаба практически не повлияло на очертания фигур эмпирического распределения. На диаграммах заштрихованы зоны положительной сопряженности, для которых $\chi^2 > 3.84$ (что соответствует знакам + в табл. 3 и 4).

Рис. 2 и 3 позволяют наглядно проследить разницу между эмпирическим и теоретическим распределением частот встречаемости подразделений растительности и почв.

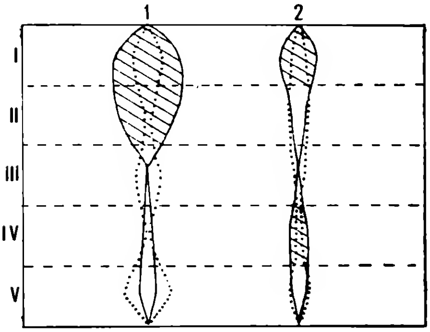


Рис. 3. Сопряженность подтаежных темнохвойных лесов (*1—2*) с механическим составом почв (*I—V*).

Наименование подразделений см. в табл. 4. Объяснение условных обозначений см. в подписях к рис. 2.

Теперь рассмотрим, какие преимущества дает статистическая обработка материала и что она вносит в сложившиеся ранее представления о связях растительности с механическим составом почв.

1. Проведенная статистическая обработка материала позволила установить математически обоснованные сопряженности подразделений растительности и почв. При этом все почвенные разности разделились по отношению к ним каждого из подразделений растительности на такие, которые это подразделение предпочитает, которых оно избегает и к которым оно относится безразлично (см. табл. 3). Этого нельзя было сделать ранее, на первом этапе обработки материалов, так как использованные тогда методы не давали четких критериев для такого разделения.

2. Статистическая обработка в общем подтвердила определенную связь темнохвойных и светлохвойных лесов с почвами легкого механического состава, однако она позволила обоснованно сузить и сделать строже этот вывод. Анализируя табл. 1, мы писали о том, что более 40% точек темнохвойных лесов легло на почвы легкого механического состава, причем примерно поровну на супесчаные и песчаные мощные, с одной стороны, и супесчаные и песчаные на двучленных отложениях, с другой (это же отражено на рис. 1). Теперь (табл. 3 и 4, рис. 2 и 3) мы можем определенно сказать следующее: а) все категории темнохвойных лесов могут встречаться на супесчаных почвах, но лишь липово-пихтово-еловые леса предпочитают их (наряду с глинистыми и тяжелосуглинистыми); б) некоторые категории темнохвойных лесов могут встречаться на песчаных почвах (это еловые зеленомошные южнотаежные леса, липово-пихтово-еловые и заболоченные еловые средне- и южнотаежные), остальные их избегают; в) из всех почв легкого механического состава темнохвойные леса предпочитают песчаные и супесчаные почвы на двучленных отложе-

ниях (положительную сопряженность проявляют еловые зеленомошные средне- и южнотаежные и пихтово-еловые среднетаежные леса; могут встречаться в каком-то количестве еловые заболоченные средне- и южнотаежные и липово-пихтово-еловые леса, а избегают эти почвы пихтово-еловые южнотаежные и подтаежные леса). Специальное изучение почв, развитых на двучленных отложениях в Кировской области (Шабалова, 1965), показало их высокое потенциальное плодородие, которое не проявляется в неблагоприятных водно-физических условиях (на вогнутых и ровных участках и при малой мощности верхнего слоя). Видимо, с этим связана положительная сопряженность части темнохвойных лесов дренированных местообитаний с почвами легкого механического состава на двучленных отложениях.

Сосновые таежные леса, судя по данным эмпирического распределения, встречаются на почвах разного механического состава, имея максимум встречаемости на песчаных почвах. Статистическая обработка показала, что они имеют тесную положительную сопряженность только с этими песчаными почвами и могут встречаться на песчаных почвах на двучленных отложениях, всех же остальных почвенных разностей они избегают. Этот вывод вместе с тем, что говорилось раньше о связи темнохвойных лесов с почвами легкого механического состава, позволяет четко использовать почвенную карту для восстановления (на карте растительности) на освоенных сельским хозяйством землях бывшего здесь природного растительного покрова. Так, например, сельскохозяйственные земли на месте сосняков могут быть показаны только на мощных песчаных почвах, а на супесчаных мощных, а также на песчаных и супесчаных почвах на двучленных отложениях следует «восстанавливать» соответствующие типы темнохвойных лесов.

3. Статистическая обработка позволила также сравнить степени сопряженности одного и того же подразделения растительности с разными почвенными разностями и степени сопряженности разных подразделений растительности с одной и той же почвенной разностью. Это достигнуто путем соответствующих перестановок данных табл. 2 и новых расчетов χ^2 (см. табл. 3 и 4).

На примере этого исследования мы показали возможности получения (путем применения точечного трафарета) количественных данных при сопоставлении геоботанической карты с другой тематической картой, несущей также качественную информацию. Мы показали некоторые возможности, заключенные в статистическом и графическом анализе количественных данных, снятых с карт.

ЛИТЕРАТУРА

Арманд Д. Л. (1950). Опыт математического анализа связи между типами растительности и климатом. Изв. Всес. геогр. общ., 82, 1. — Берлянт А. М. (1970). Использование информационных функций при анализе карт. Изв. высш. учебн. заведений. Геодезия и аэрофотосъемка, 5. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Горев Г. И. (1964). Пособие по определению типов леса Кировской области. — Горев Г. И. (1965). Рекомендации по определению лесорастительных условий с помощью сетки изобонитетов. Горький. — Горев Г. И. (1969). Лесорастительное районирование и некоторые типы лесов будущего Кировской области. Автореф. канд. дисс. — Дмитриев Е. А. (1965). К вопросу об определении доли различных площадей на почвенных и других картах. Почвоведение, 8. — Дмитриев Е. А. (1968). Об использовании корреляционного анализа при работе с картами. Почвоведение, 4. — Карпенко А. С. (1971). Геоботаническая карта Удмуртской АССР. Методы составления. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1970. — Карпенко А. С. (1973). Приемы анализа геоботанических карт. Бот. ж., 58, 5. — Кюхлер А. В. (1971). Карты растительности, их значение и использование: критический анализ. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1971. — Лобастов Л. В., В. В. Сапожников, В. И. Шабалова. (1965). Лесорастительные свойства лесных почв Маромицкого леспромхоза. В сб.: Лесн. хоз., 1, Киров. — Мещеряков Ю. А., Л. Е. Сетунская. (1960). Приемы количественной характеристики взаимосвязей природных явлений по картам с помощью коэффициентов корреляции. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Сапожников В. В. (1968). Типы условий местообитания Маромицкого леспромхоза. В сб.: Лесн. хоз., 2, Киров. — Сочава В. Б. (1970а). Современные проблемы тематического картографирования СССР. В сб.: Тематическое картографирование в СССР. — Сочава В. Б. (1970б). Очередная международная картографическая конференция (3—9 мая 1970 г., Италия). Докл. Инст. географ. Сибири и Дальнего Востока, 27. — Сочава В. Б. (1971). Встреча картографов в Стрезе. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1971. — Фокин А. Д. (1929). Краткий очерк растительности Вятского края. — Шабалова В. И. (1965). Особенности лесных почв Кирсинского леспромхоза, развитых на двучленных наносах. В сб.: Лесн. хоз., 1, Киров. — Delpoux M. (1967). Exercices de lecture et d'interprétation écologique des cartes de la végétation. — Emberger L., G. Long. (1962). Études de basse et mise en valeur des terres. Points de vue de l'ecoligiste. Bull. techn. inform. ingrs., ser. V, agric., 172. — Rey P. (1957). Initiation à l'utilisation scientifique et pédagogique des cartes de la végétation. Bull. Serv. carte phytogéogr., ser. A, t. 2, f. 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 5 VI 1973.

SUMMARY

The article dwells on the correlative analysis of the middlescale vegetation and soil maps for the Middle Cis-Ural territories. The comparison of maps was carried out by elective method with the use of overlay dotted at regular intervals. The obtained quantitative indices for the frequency of coincidence of each subdivision of vegetation with each soil variety have been worked up graphically and statistically. This resulted in establishing connections of each subdivision of forest vegetation with soil texture. The connections of dark coniferous forests with the soils of light texture are especially interesting: some subdivisions of dark coniferous forests «prefer» sand and sandy clayey soils on double-layered deposits to other ones.

УДК 582.02/.07 : 581. 9+(260) 581.526.323 : 582.26

Ю. Е. Петров

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОРСКИХ БЕНТОСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ КАК РЕЗУЛЬТАТ ВЛИЯНИЯ СИСТЕМЫ ФАКТОРОВ

YU. E. PETROV. THE DISTRIBUTION OF SEA BENTHIC ALGAE AS A RESULT OF INFLUENCE OF A SYSTEM OF FACTORS

Важнейшими факторами, оказывающими влияние на вертикальное и горизонтальное распределение морских бентосных водорослей, являются: движение воды (прибой и течение), ее прозрачность, температура, химический состав, выедание животными и интерференция с другими водорослями. Любой из факторов в зависимости от обстоятельств может играть ведущую роль. Водоросли и окружающие их факторы среды составляют систему, в которой с ослаблением или усилением одного фактора существования водорослей должны произойти изменения в соотношении между остальными факторами. Ослабление или отсутствие турбулентного движения воды компенсируется повышенным содержанием биогенных элементов. Сильное турбулентное движение воды позволяет водорослям расти при крайне низкой прозрачности воды.

Долгое время ведущим фактором вертикального распределения водорослей считался свет. Это вполне естественно для водорослей как фототрофных растений, учитывая изменение интенсивности и спектрального состава света с глубиной. Однако далеко не всегда их распределение можно поставить в зависимость от света. В море довольно обычной картиной является отсутствие макроскопических водорослей в местах, где казалось бы они должны расти, если исходить только из освещенности, особенностей грунта и солености.

Водоросли отсутствуют там, где в массе поселяются фитофаги, в первую очередь морские ежи, а также ракообразные и брюхоногие моллюски. Обычно это полузащищенные или защищенные места без следов заиления: небольшие бухточки на скалистых мысах, поверхность скал, обращенная к берегу. Около о. Кунашир (Курильские острова) скопления морских ежей часто наблюдались нами в расщелинах на глубине 4—6 м, и в таких местах заросли водорослей глубже уже не развивались.

Водоросли плохо развиваются в открытых местах на отвесных стенах скал, поднимающихся с больших глубин. Плотный покров водорослей существует только в волноприбойной нише, имеющей наклонную поверхность, и по краям уступов. На отвесной поверхности встречаются редкие слоевища водорослей, предпочитающие места с ослабленным движением воды (*Costaria costata*), в то время как в волноприбойной нише растут водоросли открытых мест (*Laminaria japonica*, *Cystoseira crassipes*). Слабо развиваются макроскопические водоросли на камнях и скалах, в местах, где нет постоянного прибоя, а илистые грунты залегают глубоко (12—15 м).

Иногда водоросли отсутствуют на средних глубинах (5—15 м), в местах, подверженных действию крупных волн. Еще чаще приходится сталкиваться с разорванным по вертикали распределением отдельных видов (*Punctaria*).

Наиболее интенсивное развитие водорослей наблюдается в прибойных местах с пологими скалистыми или каменистыми берегами, а также в местах с постоянным течением. Исключение составляют некоторые районы тропических морей, где водоросли в открытых местах вытесняются кораллами. При наличии прибоя заросли водорослей растут даже в условиях крайне ограниченной видимости у дна (0.2—0.5 м). С этим мы столкнулись у южных Курильских островов, у Новой Гвинеи и островов Фиджи. Особенно в широких масштабах такое явление наблюдается в северо-восточной части Охотского моря, где существуют постоянные сильные приливно-отливные течения и, несмотря на крайне плохую видимость в воде, имеются заросли водорослей.

Макроскопические водоросли хорошо развиваются в местах богатых органикой: вблизи рыбокомбинатов, по каменистым берегам закрытых бухт, когда неглубоко (1.5—3 м) залегают илистые грунты. В тропиках наиболее интенсивное развитие водорослей мы наблюдали не на рифах, хотя местами там встречались большие площади, свободные от кораллов (риф Рейнар около Нумеа), а в глубине заливов и в защищенных местах за рифами, где был илисто-песчаный грунт с обломками кораллов или выходами скал (залив Ноу около Нумеа, Новая Каледония; мыс Малапоа у г. Порта-Вила, Новые Гебриды; лагуна за барьерным рифом у г. Сувы, Фиджи).

Интересное размещение зарослей водорослей наблюдалось нами в бухте Троица (залив Посьета, Японское море). Бухта имеет широкий и глубокий вход, обеспечивающий хороший водообмен. В нее впадают лишь небольшие речки, почти пересыхающие при длительной сухой погоде и не оказывающие заметного влияния на соленость. Наиболее интенсивно водоросли развиваются у входа в бухту на мористой стороне узкого мыса, вдающегося в море с южной стороны. Около него существует постоянный прибой, заросли водорослей простираются до глубины 8 м и даже глубже. По мере продвижения от оконечности мыса в бухту прибой ослабевает, одновременно нижняя граница зарослей водорослей у берега начинает подниматься, обедняется видовой состав. Постепенно остается только *Ulva fenestrata*, располагающаяся до глубины 1 м. На расстоянии 200 м от оконечности мыса постоянный прибой отсутствует, одновременно исчезают сплошные заросли *U. fenestrata*, каменистый грунт выглядит голым, хотя заиление и фитофаги практически отсутствуют. Плотные заросли водорослей снова появляются в бухте у того же южного берега уже в спокойном месте в 2—3 км от мыса, вблизи рыбокомбината и поселка. Водоросли сплошь покрывают дно до глубины 2—3 м. Из крупных водорослей здесь растут *Laminaria cichorioides*, *Costaria costata*, *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *Coccophora langsdorfii*, которые встречались на мысу. Полностью отсутствуют виды, нуждающиеся в постоянном движении воды — *Laminaria japonica*, *Undaria pinnatifida*. На противоположной стороне бухты, где нет рыбокомбината и меньше населения, должно быть меньше биогенных элементов в воде; водоросли здесь развиваются слабее, особенно в местах с большим уклоном дна. Большие площади скалистого и валунного грунта около берега здесь часто лишены макроскопических водорослей. Исключение составляют оконечности мысов, где наблюдается усиленное движение воды, и мелкие спокойные места с глубиной 1.5—2 м и малым уклоном дна, способствующим накоплению органических остатков. В таких условиях макроскопические водоросли обрастают камни почти сплошным покровом. Встречаются густые заросли *Sargassum pallidum* и *S. miyabei* — водорослей с крупными слоевищами, однако пластинчатые ламинариевые отсутствуют. Крупные водоросли снова появляются на глубине 8—14 м на камнях, лежащих среди илистого песка (*Laminaria cichorioides*). В акваторию бухты Троица вдается несколько скалистых мысов. У мыса, который расположен напротив входа в бухту и отличается постоянным прибоем, водоросли располагаются на скалах до глубины 4—5 м, глубже идет перемытый песок. У других мысов, по мере удаления от входа в бухту и ослабления прибоя, глубина произрастания водорослей и их видовое разнообразие постепенно уменьшаются. Макроскопические водоросли уже не покрывают всю поверхность скал до границы с мягкими грунтами. На последнем мысе, находящемся в 5 км от входа, водоросли, в основном *Sargassum pallidum*, располагаются на скалах узкой каймой до глубины 0.7—1 м. В то же время на илистом грунте в самом конце бухты на глубине 4—6 м среди *Zostera marina* растет *Laminaria cichorioides*.

Таким образом, на примере бухты Троица можно наблюдать: 1) интенсивное развитие водорослей в местах с постоянным прибоем; 2) уменьшение глубины произрастания и обилия водорослей на скалах по мере удаления от открытого моря и сужения прибойной зоны, несмотря на сохранение почти прежней прозрачности; 3) интенсивное развитие водорослей в местах, где повышено содержание биогенных элементов, но нет интенсивного движения воды (у берега) или понижена освещенность (илистые грунты на большой глубине); 4) отсутствие водорослей там, где нет постоянного движения воды и источников обогащения воды биогенными элементами (рис. 1).

Из практики культивирования морских водорослей хорошо известно, что виды, растущие в море при постоянном движении воды и обладающие мелкими спорами или зиготами (до 20 мкм), не могут жить в лаборатории без обогащения воды нитратами и фосфатами. К таким видам относится *Laminaria japonica*. В чашках Петри ее зооспоры плохо прорастают в обычной морской воде, а те гаметофиты, которые все же появляются, через 2—3 дня гибнут. После внесения нитратов и фосфатов зооспоры хорошо прорастают и дают фертильные гаметофиты. Однако обогащение воды биогенными элементами не может компенсировать полное отсутствие движения воды. В лабораторных условиях спорофиты ламинариевых удается вырастить обычно до 7—10 см длины. Дальше они не растут, как бы не увеличивался объем аквариума. Непрерывное перемешивание воды низкооборотной мешалкой позволяет вырастить спорофиты длиной 30 см. При этом достаточны сосуды объемом по 10 литров (Sambonsuga a. Hasegawa, 1965).

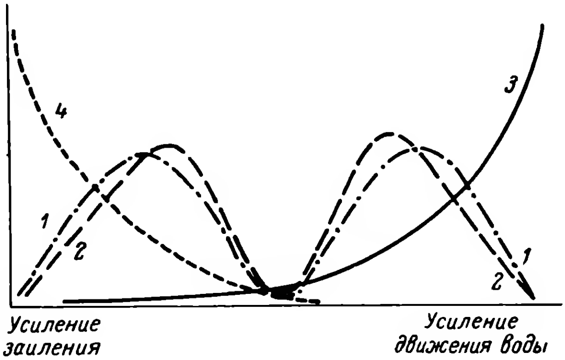


Рис. 1. Зависимость развития макроскопических водорослей (биомасса — *1*, число видов — *2*) от интенсивности движения воды (*3*) и заиления или наличия других источников биогенных элементов (*4*). Относительная высота пиков кривых *1* и *2* может меняться в зависимости от набора видов, произрастающих в данном районе.

Все приведенные примеры можно интерпретировать, исходя из действия многих факторов на морские водоросли и из возможности одних факторов компенсировать ослабление или отсутствие других. Мы имеем в виду виды, растущие в сублиторали в сугубо морских условиях без значительного опреснения. Многоклеточные бентосные водоросли, по-видимому, мало чувствительны к изменениям солености, пока эти изменения не становятся чрезмерными (Перес, 1969). Значительное изменение солености, так же как высыхание водорослей во время отлива, едва ли могут быть компенсированы другими факторами.

Рост водорослей в том или ином месте и на определенной глубине зависит от того, насколько после закрепления зачатков (спор или зигот) существующие условия обеспечивают определенный уровень обмена веществ. Как известно, для существования водорослей необходимы: свет, определенная температура, неорганические источники углеродного питания, кислород, макроэлементы и микроэлементы и иногда растворенные в воде биологически активные вещества.

В рассмотренных примерах интенсивное развитие водорослей в открытых местах и отсутствие их порой там, где нет прибоя, нельзя объяснить, например, изменением в содержании кислорода, поскольку они снова появляются в спокойных местах, но уже богатых биогенными элементами.

Колоссальное значение в жизни морских бентосных водорослей имеет динамика прибрежных вод. От нее зависит водообмен, а значит поступление биогенных элементов и газов к слоевищам водорослей, а также освещенность (как результат взмучивания донных осадков). Идеально чистая вода пропускает лучше синие лучи, чем красные. Рассеивание света в воде обратно пропорционально четвертой степени длины волны. Поэтому синие лучи в мутной воде рассеиваются сильнее красных. Это сказывается на спектральном составе света вблизи дна. Вода — хороший растворитель многих неорганических соединений и ряда веществ органического происхождения. И в этом отношении ее активность повышается с возрастанием скорости движения. Вертикальные перемещения водных масс способствуют переносу биогенных элементов от донных отложений в фотическую зону. Действие волн и течения сказывается на существовании бентосных водорослей следующим образом.

1. Волны и течения сопровождаются турбулентным движением воды, что способствует поглощению водорослями биогенных элементов (Whitford, Schumacher, 1964) и усилению ассимиляции в 2 раза, в то время как дыхание возрастает на 30—50% (Gessner, 1955). Этому способствует турбулентная диффузия. Она является главным процессом, определяющим перенос солей и газов в горизонтальном и особенно в вертикальном направлениях. При отсутствии движения воды действует только молекулярная диффузия, но она не играет существенной роли в море, так как ее коэффициент составляет $2 \cdot 10^{-5}$ см^2/сек.; ею обычно пренебрегают при изучении реальных процессов в морях, поскольку перемещение водных масс происходит постоянно и коэффициент турбулентной диффузии может достигать в открытом море в вертикальном направлении 90 см^2/сек., а в горизонтальном — $4 \cdot 10^8$ см^2/сек. (Егоров, 1966). В прибрежной зоне перемешивание еще интенсивнее. Именно из-за ослабления турбулентной диффузии морские водоросли плохо развиваются в спокойной воде, если она бедна биогенными элементами. Движение воды, наоборот, способствует увеличению размеров слоевищ водорослей (Терехова, 1972), повышению содержания в них белковых и других веществ (Барашков и др., 1966), более высокому темпу размножения (Blum, 1963). Имеются данные о стимулировании роста водорослей при внесении смачивающих агентов (Berglund, 1969). Предполагается, что при этом улучшается потребление биогенных элементов за счет увеличения контактов со средой. По наблюдениям Матсумото (Matsumoto, 1959) движение воды также существенно для роста *Porphyra* как свет, биогенные элементы и температура.

2. Движение воды предотвращает заиление твердых грунтов и этим способствует поселению водорослей.

3. Волны и течения благоприятствуют развитию водорослей тем, что при определенной силе воздействия они препятствуют существованию фитофагов. Морские ежи перестают продвигаться в места с сильным прибоем, когда значительная часть усваиваемой ими пищи расходуется на регенерацию игл, обламываемых водой (Ebert, 1968).

4. При дальнейшем усилении прибоя или течения происходит механическое повреждение слоевищ водорослей или отрыв их от грунта. В случае высокой скорости течения ламинарный поток вблизи растения уменьшает положительное влияние движения воды на ассимиляцию (Schumacher, Whitford, 1965).

Подход волн к берегу не всегда сопровождается бурунами и турбулентным движение воды. У вертикальных скал, поднимающихся с глубины, превышающей полудлину волны, происходит отражение волн без забурунивания (Дуванин, 1968; Шулейкин, 1968). В результате отсутствует турбулентное движение воды, и водоросли почти не развиваются. Это нельзя объяснить трудностью закрепления спор, поскольку водоросли хорошо обрастают гладкие борта судов.

Характер и глубина разрушения волн и сила их воздействия на дно и населяющие его организмы находятся в зависимости от многих обстоятельств. По мере подхода к берегу и уменьшения глубины высота волн возрастает (Шокальский, 1959). Обычно волны разрушаются на глубине, равной 1.3 их высоты. При отлогом дне, нагонном ветре и сильном встречном течении волны опрокидываются на глубине, вдвое большей, чем их высота. В случае нагонного ветра и отсутствия течения волны могут разрушаться на глубине, равной $^3/_4$ их высоты (Егоров, 1966). Поэтому, чем выше волны, тем в более глубоком месте они разрушаются. Наибольшее давление отмечается примерно на уровне подошвы волны (Егоров, 1966).

В зависимости от уклона дна различают три типа разрушения волн: 1) медленное разрушение или рассыпание на малых уклонах дна 0.01—0.05 (скользящий бурун); 2) опрокидывание гребня на уклонах 0.05—0.1 (ныряющий бурун) (Лонгинов, 1963); 3) опрокидывание всего переднего склона (фронта) волны при уклонах более 0.1 (Iversen, 1953). Когда волна разрушается по первому типу, ее высота возрастает постепенно и также постепенно происходит ее разрушение. Однако скорость прибойного потока неизменно выше при разрушении по этому типу (Лонгинов, 1963), что благоприятствует росту водорослей. Разрушение волн по второму и третьему типам идет с резким возрастанием высоты и последующим резким, особенно при третьем типе, обрушиванием водной массы вниз, сопровождающимся грохотом и фонтаном брызг. Чем резче разрушение волн, тем внезапнее высвобождение энергии, больше механическая работа и разрушительнее последствия. Во время обрушивания в воде возникают разрывы и явления кавитации. Условия для возникновения кавитации создаются всюду при достижении потоком критической скорости или при прохождении в жидкости волн давления (Шальнев, 1967). Как раз это наблюдается в воде при резком разрушении волн, в результате в толще воды создаются ударные волны, обладающие большой разрушительной силой, одновременно появляются ультразвуковые колебания. Все это может губительно действовать на живые организмы.

Именно действием крупных волн объясняются случаи отсутствия водорослей на средних глубинах. Глубина положения пояса, лишенного водорослей, например у западного берега Южного Сахалина, составляет 5—15 м (Сарочан, 1963) и совпадает с глубиной, на которой разрушаются крупные волны, достигающие в этой части Японского моря высоты 8—10 м, а при прохождении тайфунов отдельные волны могут быть до 12 м (Леонов, 1960). Объяснить отсутствие водорослей на средних глубинах у Сахалина истирающим действием частиц песка, влекомых придонными течениями, нельзя. Этому противоречит произрастание водорослей в том же районе на выходах скал, едва возвышающихся над окружающим песком и расположенных в местах с постоянным движением воды. О том, что наибольшей силой в приглубых местах волны обладают не у поверхности, а на какой-то глубине, свидетельствует увеличение размеров гальки и валунов в направлении от поверхности до определенной глубины (Иванов, Беляев, 1969). Подобное явление наблюдалось нами в районе Сухуми на Черном море.

Влияние волн на вертикальное распределение водорослей представляет сложную картину. В открытых местах, куда подходят нетрансформированные волны с больших водных пространств (берега Баренцева моря, Тихого океана), на средних глубинах бывает зона, лишенная макроскопических водорослей. Исключение составляют корковые известковые красные водоросли, способные противостоять сильным ударам волн. Заросли водорослей располагаются или на малых глубинах (на Командорских островах на литорали), куда доходят ослабленные вторичные волны, образующиеся после разрушения более крупных, или на большой глубине, где не сказывается элиминирующее действие волн. Смещение пояса водорослей на большие глубины по мере усиления прибоя наблюдается у берегов Австралии (Shepherd, Womersley, 1970, 1971). В открытых местах благодаря прибою и постоянному увлажнению скал сублиторальные виды поднимаются в литоральную зону. В местах с ослабленным прибоем они не выходят за пределы сублиторали и здесь, из-за отсутствия элиминирующего действия волн на средних глубинах, образуют непрерывный пояс от поверхности до критической глубины. С возрастанием защищенности местообитания пояс водорослей сужается еще больше, на этот раз из-за уменьшения зоны разрушения волн и турбулентного движения воды (рис. 2). Некоторые виды, например *Laminaria saccharina* в Баренцевом море, растут в защищенных местах глубже — до глубины 7 м, чем в открытых — до 1—2 м (Блинова, 1965), что связано с элиминирующим действием крупных волн на определенных глубинах.

В прибрежной зоне морей значительным колебаниям подвержено содержание биогенных элементов, что сказывается на распространении отдельных видов водорослей (Lami, 1943). Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют об изменении химического состава воды с глубиной, в частности, при этом увеличивается содержание нитратов и фосфатов (Черновская, 1956; Леонов, 1960). По данным Леонова (1960), в открытых районах Японского моря с глубинами 1500—3000 м среднее содержание нитратов изменялось по глубинам следующим образом: 0 м — 7 мг/м^3, 10 м — 13 мг/м^3, 25 м — 21 мг/м^3; то же самое наблюдалось в отношении фосфатов: 0 м — 10 мг/м^3, 10 м — 14 мг/м^3, 25 м — 25 мг/м^3. В прибрежной зоне эти изменения могут быть более значительными по вертикали и горизонтали ввиду резких перепадов глубин и смены грунтов, особенно при залегании илов на небольших глубинах в защищенных местах.

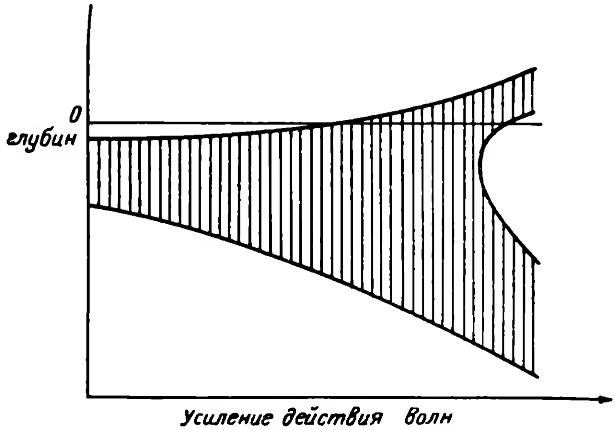


Рис. 2. Положение зарослей сублиторальных макроскопических водорослей по вертикали в зависимости от действия волн.

Влияние света на вертикальное распределение водорослей определяется многими факторами: температурой, движением воды, содержанием биогенных элементов и микроэлементов. Например, у *Cladophora* компенсационная точка фотосинтеза наблюдалась при 20° и 253 лк, а в случае 5° при 65 лк (Скадовский, 1955). Именно изменением положения компенсационной точки с изменением температуры можно объяснить то, что на севере ареала водоросли иногда растут глубже, чем на юге. *Laminaria japonica* на севере Японского моря растет до глубины 15—25 м (Суховеева, 1969), а в заливе Петра Великого не глубже 4—8 м, хотя прозрачность вод Японского моря уменьшается с юга на север и с востока на запад (Леонов, 1960). Такое поведение *L. japonica* вызвано тем, что с продвижением на юг повышается температура воды и дыхание усиливается быстрее, чем фотосинтез. При турбулентном движении воды, которое свойственно больше верхним горизонтам, фотосинтез, как указывалось выше, возрастает сильнее дыхания и компенсирует, по-видимому, отрицательное влияние повышения температуры. Вместе с тем на одноклеточных водорослях замечено, что при слабой освещенности (2000 лк) повышение температуры с 10 до 20° вызывает отрицательный эффект, тогда как при более высокой освещенности (4000 лк) повышение температуры в тех же пределах дает положительный эффект (Федоров и др., 1968). Во всяком случае у полиморфных видов дальше всего в сторону экватора проникают формы, приспособленные к сильному движению воды. У *Fucus distichus* южнее других форм распространяется f. *edentatus* (Powell, 1957), которой свойственны наиболее обтекаемые слоевища. Бывает, что виды, способные в холодных водах расти в спокойных местах, в теплых водах требуют сильного движения воды. Уитфорд и Ким (Whitford, Kim, 1966) отнесли *F. vesiculosus* к группе водорослей, нуждающихся в сильном движении воды и выносящих интенсивное освещение. Опыты проводились ими при 16—20°. В Белом и Баренцевом морях, где вода имеет более низкую температуру, *F. vesiculosus* растет как в прибойных, так и в защищенных местах, на литорали и в сублиторали.

А. Н. Голиков и О. А. Скарлато (Голиков, 1966; Голиков, Скарлато, 1970) связывают глубину произрастания водорослей с положением водных масс и слоя температурного скачка. Но, во-первых, этим не объясняются случаи разорванного распределения водорослей по вертикали и увеличения глубины их произрастания с продвижением на север. Во-вторых, оба эти показателя целиком определяются динамикой прибрежных вод. Глубина слоя температурного скачка (D) зависит от высоты (H) наиболее крупных волн: $D = 4.16\ H$ (Хела, Левасту, 1970).

Поскольку при движении воды у водорослей усиливается ассимиляция, ясно, что один и тот же уровень фотосинтеза в случае движения воды будет достигнут у них при меньшей освещенности, чем в спокойной воде. То же самое можно сказать о действии биогенных элементов и микроэлементов. Имеющиеся данные свидетельствуют о снижении фотосинтеза у водорослей при недостатке нитратов и фосфатов в воде (Кабанова, Огаковский, 1971; Rich и др., 1972) и о заглублении светового оптимума фотосинтеза при внесении их (Кабанова, 1972). Достаточные количества марганца, бора и цинка в воде уменьшают поглощение азота водорослями (Round, 1965), цинк, кроме того, способствует образованию пигментов и ускорению усвоения CO_2 (Noda, Horiguchi, 1971).

В море часто приходится сталкиваться с явлением, когда те или иные виды водорослей растут не всюду, где имеются подходящие для них физико-химические условия, а там, где им не препятствуют другие виды. *F. vesiculosus* и *F. distichus* встречаются в Баренцевом море в основном на литорали. В Балтийском море и в Арктике они растут исключительно в сублиторали. На западном берегу Южного Сахалина мы встречали *Halosaccion* aff. *compressum* в трех точках, которые резко отличались по внешним условиям. У Ясноморска он рос на глубине 0.5 м у самого берега в спокойном, сильно прогреваемом солнцем месте с мутной водой. В 20 км южнее этот же вид наблюдался на глубине 4 м на выходах скал среди песка в условиях низкой прозрачности воды. На мысе Кузнецова он встречался в нижнем горизонте литорали. Первые этапы культивирования водорослей часто приходится проводить в искусственных бассейнах, так как в море споры других водорослей и личинки беспозвоночных мешают оседанию спор нужного вида (Ли Хун-цзи, Ли Цин-ян, 1965). Наряду с этим бывают случаи, когда одни виды способствуют произрастанию других. *Laminaria cichorioides* при образовании зарослей совместно с *L. japonica* вегетирует в более прибойных местах.

Вероятность существования любого вида водорослей (C) в каком-либо пункте и в определенном диапазоне глубин можно представить как функцию ряда факторов: вероятности возобновления в зависимости от особенностей цикла развития (P, P_1) (Петров, 1972), динамики прибрежных вод (V), освещенности (E), химического состава воды (B), температуры (T), количества и активности фитофагов (F), хищников, питающихся фитофагами (J), развития других водорослей (A, A_1).

$$C = f(P,\ V,\ E,\ B,\ T,\ F,\ J,\ A).$$

Многие из перечисленных факторов раскладываются на множество других, каждый из которых может оказаться лимитирующим. Например, в химическом составе воды имеет значение содержание определенных минеральных элементов и органических веществ. В последнее время выяснилось, что еще большее значение, чем элементарный химический состав воды, имеет форма химических соединений (Хорн, 1972). Отдельные факторы, сами по себе не оказывающие действия на водоросли, могут существенно влиять на их рост благодаря взаимодействию с другими факторами среды (Максимов, Федоров, 1969). Величина некоторых факторов, необходимая для нормального существования водорослей, находится в функциональной зависимости от действия других факторов.

$E=g(T, V, B)$.

$B=g(E, V)$.

$F=g(V, X)$, где X — внешние и внутренние факторы, определяющие развитие фитофагов.

$A=g(P_1, V, E, B, T, F, J, A_1)$.

$V=g(O, E, B, T, F, A)$, где O — степень рассеченности слоевища и физиологические особенности вида. От этого показателя зависит не только обтекаемость слоевища, но и эффективность влияния движения воды на обмен веществ у водорослей. По данным Гесснера (Gessner, 1955), при движении воды ассимиляция усиливалась у пресноводных растений с цельнокрайными листьями на 33—36%, с рассеченными на 9.5—19%. Витфод и Шумахер (Whitford, Schumacher, 1964) в опытах с пресноводными водорослями нашли, что поглощение фосфора под влиянием течения в природе возрастало в 5—16 раз у видов, растущих в условиях быстрого течения, и в 1.6—7.4 раза у видов, населяющих стоячие воды (по сравнению с водорослями в неподвижной воде).

Водоросли оказывают влияние на факторы среды, замедляя течения и поглощая CO_2 и биогенные элементы. Потребление CO_2 водорослями ведет к изменению pH (Rech и др., 1972), что отражается на поведении анионов слабых кислот, течении окислительно-восстановительных реакций и на ходе многих биологических процессов (Хорн, 1972). Особенно сильно это должно проявляться в литоральных лужах и плотных зарослях в спокойных местах.

Таким образом, водоросли и окружающие их факторы среды составляют не комплекс, где составные элементы должны достигать определенных постоянных значений, а систему, в которой при ослаблении или усилении одного фактора их существования необходимо изменение соотношения между остальными факторами.

Свет для водорослей имеет, несомненно, первостепенное значение. Однако Левринг (Levring, 1968) нашел, что в прозрачной воде фотосинтез зеленых и бурых водорослей до глубины 50 м уменьшается медленнее, чем величина проникающей радиации, а в мутных прибрежных водах наблюдается обратная картина. Для красных водорослей установлена обратная зависимость. Множество других факторов не позволяет всем видам одинаково хорошо расти на всех горизонтах с подходящей для них освещенностью. Чтобы выявить роль света в вертикальном распределении пресноводных диатомовых водорослей, Чолноки (Cholnoky, 1968) изучал обрастания на пятисантиметровых отрезках стеблей тростника, растущего в мутной воде. В таких условиях происходило наиболее резкое изменение интенсивности света по вертикали по сравнению с другими факторами.

Различия в видовом составе водорослей на разных этажах сублиторали в море, часто приписываемые только влиянию света (Перестенко, 1969), во многих случаях можно объяснить ослаблением турбулентного движения воды с глубиной; например, этим объясняется преобладание дигитатных ламинарий, как имеющих менее обтекаемые слоевища, во втором этаже сублиторали Охотского моря. В настоящее время нельзя признать состоятельным утверждение: «Точные и подробные количественные и качественные характеристики световой энергии, проникающей в толщу воды, помогут усовершенствовать систему вертикального распределения растительных организмов в океане» (Перестенко, 1969 : 1556). При изучении влияния любого отдельно взятого фактора, не только света, выясняется его немаловажная роль в жизни морских водорослей. Имада с соавторами (1970) нашел, что для *Porphyra* наиболее важны pH воды и содержание кислорода. Что касается проникновения света в толщу воды, то это изучено сейчас более чем достаточно для экологии водорослей. Давно существуют оптика моря и оптическая океанография (Шулейкин, 1968; Ерлов, 1970). Для отдельных районов морей разработаны номограммы, позволяющие по количеству и характеру взвесей высчитывать интенсивность и спектральный состав света по глубинам (Шулейкин, 1968). Количество взвесей в воде может изменяться, особенно в прибрежной зоне, в течение суток и по сезонам в зависимости от силы волнения, берегового стока, развития и поведения планктона. В то же время водоросли, например ламинариевые, способны расти на глубинах, где на протяжении нескольких месяцев в году бывает неблагоприятная освещенность (Kain, 1971; Luning, 1971).

Все факторы, которые имеют в море вертикальные и горизонтальные градиенты, влияют на вертикальное и горизонтальное распределение водорослей. Естественно, что в разных пунктах доминирующее влияние могут оказывать разные факторы, и поэтому деление факторов на ведущие и модифицирующие, на факторы присутствия и отсутствия (Chapman, 1946), не имеет смысла. Разные авторы к факторам, влияющим на распределение водорослей, причисляют: грунт, температуру, освещенность, движение воды (Гайл, 1949), свет и прибойность (Vignes, 1966), температуру (Colinvaux, 1966; Перес, 1969), положение слоев водных масс и температуру (Голиков, 1966; Голиков и Скарлато, 1970), действие волн (Гурьянова, 1968; Jones, Demetropoulous, 1968), соленость (Kohout, Kolipinski, 1967), соленость и температуру (Druehl, 1967), соленость и режим приливов (Widdowson, 1965), влияние освещенности на спорообразование, движение воды, сезонные колебания температуры (Smith, Jones, 1970). Большое значение имеют биотические факторы. Иглокожие и моллюски могут лимитировать состав флоры и биомассу водорослей на литорали и в сублиторали (Leighton и др., 1966; Paine, Vadas, 1969; May и др., 1970; Birkeland, 1971), определять нижнюю границу произрастания отдельных родов и видов (Jones, Kain, 1966; Kain, Jones, 1966; Johnston, 1969). Сокращение численности моллюсков в результате сильного загрязнения нефтью способствует резкому усилению развития прибрежных зарослей (Bellamy и др., 1967; Nelson-Smith, 1968). Изучение распределения водорослей на отвесной скале у о. Мальта показало, что расположение бурых, красных и зеленых водорослей не связано непосредственно с глубиной, а биомасса на определенной глубине не определяется только количеством проникающего света и температурой (Crossett, Drew, Larkum, 1965). Поэтому авторы считают, что вертикальное распределение водорослей зависит от сложного комплекса абиотических и биотических условий. Действительно, только для прорастания зооспор, например ульвовых, необходимы определенные значения температуры, освещенности и солености, питательные и стимулирующие вещества (Baudrimont, 1964). Комплекс условий, определяющих вертикальную зональность водорослей в литоральной зоне, включает: колебания уровня воды, соленость, ионный состав воды, температуру, прозрачность, физическую природу субстрата и его конфигурацию, прибой, приливно-отливные течения, седиментацию, выедание животными и конкуренцию за место с другими организмами (Dalby, 1968). Комплекс условий бывает настолько сложен, что не всегда возможно установить зависимость от него распределения водорослей. В свое время Кейн (Kain, 1964) не удалось подметить закономерностей в распространении *Laminaria hyperborea* в зависимости от характера грунта, угла наклона дна, света и волнения. Лишь иногда распределение водорослей лимитируется единственным фактором: светом в подводных пещерах, интенсивным развитием морских ежей (Crossett, Larkum, 1965), недостатком фосфора (Neil, Owen, 1964).

При обсуждении причин, от которых зависит географическое распределение отдельных видов водорослей, в первую очередь чаще всего упоминается температура и мало внимания уделяется биотическим факторам. Между тем если бы биотические факторы не играли никакой роли в географии водорослей, то по границам ареалов многих видов должны были бы произрастать индивиды с признаками угнетения: с уменьшенными размерами слоевищ, с некоторыми недоразвитыми структурами. Такого рода явления наблюдаются у водорослей Арктики, где из-за суровых условий ослаблено действие биотических факторов и границы распространения видов в большей мере определяются абиотическими причинами. Аналогичную картину можно встретить в сильно опресненных местах (Балтийское море, некоторые заливы и бухты Белого моря). В то же время при отсутствии опреснения в неарктических районах по границам ареалов видов часто встречаются растения без малейших признаков угнетения. Особенно хорошо это выражено у *L. japonica* около южных островов Малой Курильской гряды, у которых она местами образует наиболее продуктивные заросли, состоящие из более крупных растений (до 10—12 м), чем в других местах, и затем сразу исчезает, уступая место другим ламинариевым. Основным фактором, ограничивающим распространение *L. ochroleuca* в районе Англии, являются, вероятно, не свет и температура, а конкуренция *L. hyperborea* (John, 1969). Иногда на географическом распределении водорослей сказывается то, что у некоторых видов под влиянием снижения температуры уменьшается скорость роста, в то время как у других она остается прежней (Kain, 1969). Это отражается на ходе конкурентной борьбы между видами на начальных этапах совместного произрастания. Свет, по-видимому, совсем не влияет на географическое распределение видов, так как с изменением широты места он изменяется меньше других факторов, а водоросли могут приспосабливаться к уменьшению количества света путем изменения глубины произрастания.

ЛИТЕРАТУРА

Барашков Г. К., А. В. Вахрашина и Ю. Е. Петров. (1966). Сезонные изменения химического состава у фукусовых водорослей Баренцева моря Кольского полуострова. Растит. ресурсы, 2, 2. — Блинова Е. И. (1965). Распределение и количественные показатели промысловых водорослей сублиторали Мурмана (Баренцево море). Растит. ресурсы, 1, 4. — Гайл Г. И. (1949). Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. — Голиков А. Н. (1966). Экологические особенности прибрежных морских донных биоценозов Южного Приморья и Южного Сахалина в связи с гидрологическим режимом. Тезисы докл. II Междунар. океанограф. конгресса. М. — Голиков А. Н., О. А. Скарлато. (1970). Закономерности распределения биоценозов в верхних отделах шельфа умеренных вод в зависимости от характера и структуры водных масс. В сб.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев. — (Гурьянова Е. Ф.). Gurjanova E. F. (1968). The influence of water movements upon the species composition and distribution of the marine fauna and flora throughout the Arctic and North Pacific intertidal zones. Sarsia, 34. — Дуванин А. И. (1968). Волновые движения в море. — Егоров Н. И. (1966). Физическая океанология. — Ерлов Н. Г. (1970). Оптическая океанография. — Иванов Ю. А., В. А. Беляев. (1969). Подводные геологические исследования в прибрежных водах Южного берега Крыма. В сб.: Морские подводные исследования. М. — Имада Осаму, Андо Син, Сайто Юити, Маэки Сигэру, Сэки Тацуя. (1970). Связь между ростом *Porphyra tenera* и условиями культуры в море. III. Сравнительное изучение факторов среды моря Ариаке и Токийской бухты. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. (яп., рез. англ.), 36, 9. — Кабанова Ю. Г. (1972). Зависимость величин первичной продукции от разных факторов в северо-восточной части Карибского моря. Океанология, 12, 2. — Кабанова Ю. Г., Ю. Е. Огаковский. (1971). Зависимость первичной продукции фитопланктона от биогенных элементов и света. ДАН СССР, 201, 5. — Леонов А. К. (1960). Региональная океанография, ч. 1. — Ли Хун-цзи, Ли Цин-ян. (1965). О культивировании гаметофитов *Undaria pinnatifida* летом в закрытых бассейнах. Шуйчань сюэвао (кит., рез. англ.), 2, 3. — Лонгинов В. В. (1963). Динамика береговой зоны бесприливных морей. — Максимов В. И., В. Д. Федоров. (1949). Применение методов математического планирования эксперимента. — Перес Ж. М. (1969). Жизнь в океане. — Перестенко Л. П. (1969). К биономии литоральной и сублиторальной зон материкового побережья Японского моря. Бот. ж., 54, 10. — Петров Ю. Е. (1972). Вероятность воспроизведения бентосных водорослей с различными циклами развития. Изв. АН СССР, сер. биол.,

3. — Сарочан В. Ф. (1963). Биология японской ламинарии у юго-западного побережья Сахалина. Изв. Тихоок. н.-и. инст. рыбн. хоз. и океанограф., 49. — Скадовский С. Н. (1955). Экологическая физиология водных организмов. — Суховеева М. В. (1969). Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. — Терехова Т. К. (1972). Влияние степени прибойности и скорости течения на рост и развитие беломорских фукоидов. Гидробиол. ж., 8, 2. — Федоров В. Д., В. Н. Максимов, В. М. Хромов. (1968). Влияние света и температуры на первичную продукцию некоторых одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей. Физиол. раст., 15, 4. — Хела И. и Т. Левасту. (1970). Промысловая океанография. — Хорн Р. (1972). Морская химия. — Черновская Е. Н. (1956). Гидрологические п гидрохимические условия на литорали Восточного Мурмана и Белого моря. — Шальнев К. К. (1967). Некоторые проблемы кавитации. Вестн. АН СССР, 6. — Шокальский Ю. М. (1959). Океанография. — Шулейкин В. В. (1968). Физика моря. — Baudrimont R. (1964). A propos de la periode de latence de germination des zoospores de quelquess Ulvacées. Compt. Rend. IV Congr. intern. algues marines, Biarritz, 1961. — Bellamy D. J., P. H. Clarke, D. M. John, D. Jones, A. Whittick, T. Darke. (1967). Effects of pollution from the Torrey Canyon on littoral and sublittoral ecosystems. Nature, 216, 5121. — Berglund H. (1969). Influence of wetting agents on growth of marine multicellular green algae. Vatten, 25, 2. — Birkeland C. (1971). Biological observations on Cobb Seamount. Northwest Sci., 45, 3. — Blum J. L. (1963). The influence of water currents on the life functions of algae. Ann. N. Y. Acad. Sci., 108, 2. — Chapman V. J. (1946). Marine algal ecology. Bot. Rev., 12, 10. — Cholnoky B. J. (1968). Die ökologie der Diatomeen in Binnen Gewässern. — Colinvaux L. H. (1966). Distribution of marine algae in the bay of Fundy, New Brunswick, Canada. Proc. 5th Intern. Seaweed Symp., Halifax, 1965. — Crossett R. N., E. A. Drew, A. W. Larkum. (1965). Chromatic adaptation in benthic marine algae. Nature, 207, 4996. — Crossett R. N., A. W. Larkum. (1965). The ecology of benthic marine algae on submarine cliff faces in Malta. Sympos. Underwater Assoc. Malta, London. — Dalby D. H. (1968). Some factors controlling plant growth in the intertidal environment. Field Stud., 2, Suppl. — Druehl L. D. (1967). Vertical distributions of some benthic marine algae in a British Columbia inlet, as related to some environmental factors. J.Fish.Res.Board Canada, 24, 1. — Ebert T. A. (1968). Growth rates of the sea urchin *Strongylosentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. Ecology, 49, 6. — Gessner F. (1955). Hydrobotanik, 1. — Iversen H. W. (1953). Waves and breakers in shoaling water. Proc. 3 Conf. Coast. Engng. — John D. M. (1969). An ecalogical study on *Laminaria ochroleuca*. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 49, 1.— Johnston C. S. (1969). The ecological distribution and primary production of macrophytis marine algae in the Eastern Canaries. Intern. Rev. genamt. Hydrobiol., 54, 4. — Jones N. S., J. M. Kain. (1966). Subtidal algal colonization following the removal of Ecxinus. Underwater Assoc. Rept. — Jones W. E., A. Demetropoulous (1968). Exposure to wave action: measurements of an important ecological parameter on rocky shores on Anglesey. J. Esp. Marine Biol. a. Ecol., 2, 1. — Kain J. M. (1964). A study on the ecology of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. Compt. Rend. IV Congr. intern. algues marines, Biarritz, 1961. — Kain J. M. (1969). The biology *Laminaria hyperborea*. V. Comparison with early stages of competitors. J. Marine Biol. Assos. U. K. 49, 2. — Kain J. M. (1971). Continuous recording of underwater light in relation to *Laminaria* distribution. 4th Europ. Marine Biol. Symp., Cambridge. — Kain J. M. N. S. Jones. (1966). Algal colonization after removal of Echinus. Proc. 5th Intern. Seaweed Sympos., Halifax, 1965. — Kohout F. A., M. C. Kolipinski (1967). Biological zonation related to groundwater discharge along the shore of Biscayne Bay, Miami, Florida. «Estuaries», Washington. — Lami R. (1943). Sur l'écologie et la répartition dans la Manche de *Laminaria ochroleuca*. Bull. Lab. Mar. Dinard, 25. — Leighton D. L., L. G. Jones, W. J. North. (1966). Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in Southern California Proc. 5th Intern. Saweed Sympos., Halifax, 1965. — Levring T. (1968). Photosynthesis of some marine algae in clear, tropical oceanic water. Bot. Marina, 11, 1—4. — Lüning K. (1971). Seasonal growth of *Laminaria hyperborea* under recorded underwater light conditions near Helgoland. 4th Europ. Marine Biol. Symp., Cambridge. — Matsumoto F. (1959). Studies on effects of environmental factors on the growth of «nori» (*Porphyra tenera* Kjellm.), with special reference to water current. J. Fac. Fish. Anim. Husb., Hiroshima Univ., 2. — May V., I. Bennett, T. E. Thompson. (1970). Herbivore-algal relationships on a coastal rock platform (Cape Banks N. S. W.). Oecologia, 6, 1. — Neil J. H., G. E. Owen. (1964). Distribution, environmental requirements and significance of *Cladophora* in the Great Lakes. Publ. Gr. Lakes Res. Div. Inst. Sci. a. Technol. Univ. Mich., 11. — Nelson-Smith A. (1968). The effects of oil pollution and emulsifier cleansing on shore life in south-west Britain. J. Appl. Ecol., 5, 1. — Noda H. a. Y. Horiguchi. (1971). Significance of zinc as a nutrient for red algae, *Porphyra* sp. VII Intern. Seaweed Symposium, Sapporo Japan, 1971. — Paine R. T., R. L. Vadas. (1969). The effects of grazing by sea urchis, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. Limnol. a. Oceanogr., 14, 5. — Powell H. T. (1957). Studies in the genus *Fucus* L. II. Distribution and ecology of forms of *Fucus distichus* L. emend. Powell in Britain and Ireland. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 36. — Rich L. G.- J. F. Andrew, T. M. Keinath. (1972). Diurnal pH patterns as predictors of car-

bon limitation in algal growth. Water a. Sewage Works, 119, 5. — Round F. E. (1965). The biology of the algae. — Sanbonsuga Y. a. Y. Hasegawa. (1965). Культивирование ламинарии и ундарии в резервуарах. Hokusuishigeppo (Ежемесячник Хоккайдской научн.-пром. станции, на яп. яз.), 22, 1. — Schumacher G. J., L. A. Whitford. (1965). Respiration and P^{32} uptake in various species of freshwater algae as affected by a current. J. Phycol., 1,2. — Shepherd S. A., H. B. S. Womersley. (1970). The sublittoral ecology of West Island, South Australia. 1. Environmental features and the algal ecology. Trans. Roy. Soc. S. Austral., 94. — Shepherd S. A., H. B. S. Womersley. (1971). Pearson Island Expedition 1969, 7. The sub-tidal ecology of benthic algae. Trans. Roy. Soc. S. Austr., 95. — Smith R. M., W. E. Jones. (1970). The culture of benthic marine algae in the laboratory and the field. Helgoländ. wiss. Meeresuntersuch., 20, 1—4. — Vignes P. (1966). Quelques problèmes relatifs à la distribution des espèces en milieu marin. Inform. Sci., 21, 2. — Whitford L. A., C. E. Kim. (1966). The effect of light and water movement on some species of marine algae. Rev. algol., 8, 3. — Whitford L. A., G. J. Schumacher. (1964). Effect of a current on respiration and mineral uptake in *Spirogyra* and *Oedogonium*. Ecology, 45, 1. — Widdowson T. B. (1965). A survey of the distribution of intertidal algae along a coast transitional in respect to salinity and tidal factors. J. Fish. Res. Board Canada, 22, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 1 IV 1973.

SUMMARY

The most significant factors affecting the vertical and horizontal distribution of sea benthic algae are as follows: water movement (surf and currents), its transparency, temperature, chemical composition, grazing and interference with other algae. Each of the factors, depending on circumstances, can play the leading role. The algae together with the environmental factors compose a system in which an increase or decrease of one factor of algae existence must be followed by changes in correlation among several other factors.

УДК 631.53.011.2 : 581.48 : 632.51

Ю. П. Кожевников

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ТЕЛЕКАЙСКОЙ РОЩИ И ЕЕ ОКРЕСТНОСТЕЙ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧУКОТКА)

YU. P. KOZHEVNIKOV. AN ANALYSIS OF THE FLORA OF THE TELEKAJ GROVE AREA (CENTRAL CHUKOTKA)

Проведен анализ флоры самого северо-восточного в Азии изолированного лесного массива и его окрестностей. При экологическом анализе использованы некоторые новые приемы. Анализ таксономического состава и географических элементов флоры проведен по традиционным принципам. Дается краткая историческая интерпретация полученных данных.

Настоящая работа является продолжением статьи о флоре Телекайской рощи и ее окрестностей (Кожевников, 1974), в которой кратко охарактеризованы общая физико-географическая обстановка и основные типы местообитаний в районе рощи. Флористический список, включающий 232 вида, был представлен в форме таблицы, показывающей распределение, обилие и константность видов флоры по 26 типам выделенных местообитаний.

К числу преимуществ табличной формы списка флоры относится возможность с наименьшей затратой времени получить исходные данные для различного рода сопоставлений и для математической обработки, в частности, лицами, не имевшими отношения к составлению списка.

Экологический анализ. Объединение местообитаний в один тип производилось на основе качественной оценки суммарного эффекта абиотической среды на однородных элементах рельефа. Признаки растительного покрова при этом использовались лишь в той мере, в какой они позволяли судить о характере абиотической среды, т. е. учитывались экологические черты растительных сообществ без стремления к классификации самих сообществ. Из этого ясно, что флористический состав отдельных местообитаний не являлся критерием их типизации. Постоянно наблюдая за связью растений и среды обитания, мы пришли к глубокому убеждению, что флористические наборы видов в сходных местообитаниях далеко не всегда служат надежными индикаторами условий среды, вопреки некоторым рассуждениям Л. Г. Раменского (1971).

Огромная роль в формировании наборов видов в однотипных местообитаниях принадлежит случайности попадания диаспор в конкретные местообитания. Эта роль по справедливости была оценена А. И. Толмачевым (1941) вслед за Пальмгреном. Из этого представления вытекает, что составление списка видов какого-либо типа местообитания для сравнения его с другими типами предполагает суммирование видов конкретных местообитаний, относимых к одному типу, а не отбор их по тому или иному признаку встречаемости.

Подразделение на местообитания, относимые к одному типу «на глазок», не могут быть слишком дробными во избежание ошибочных суждений о режиме среды. Вопрос о количественных оценках суммарного эффекта среды (а не отдельных ее факторов) должен быть поставлен на обсуждение экологов. Нам представляется, что все показатели режима абиогенной среды могут быть сведены всего лишь к двум интегральным показателям для каждого местообитания (или фитоценоза): суммарный микро(мезо)климатический и суммарный эдафический. Их отношение (индекс) может рассматриваться как относительная мера режима абиогенной среды и использоваться для корреляционного и регрессионного анализов растительности или флористических групп. Вероятно, эта мера может быть найдена эмпирически, при наличии данных по режиму основных факторов среды на несходных местообитаниях в пределах небольшого района.

Для решения некоторых задач исторической и современной географии растений возникает необходимость выделения более крупных, чем местообитание, топографических контуров, или комплексов местообитаний с относительно близким режимом среды.

Такой комплекс местообитаний обладает в ходе исторических изменений среды гомеостатическими свойствами (или инвариантностью его, как целого), что связано с существованием видов, имеющих узкую экологическую амплитуду. Абиотические признаки среды, по которым производится группировка местообитаний в один комплекс, должны быть фундаментальными. В качестве такого признака объединения местообитаний в районе Телекайской рощи был принят генетический тип поверхностно залегающих отложений, представляющих собственно субстрат местообитаний.

Поверхностные отложения в значительной степени влияют на характер экологических процессов в любом местообитании и являются своего рода матрицей растительного покрова.

Совокупность местообитаний, имеющих сходный режим среды и связанных с отложениями одного генезиса, мы будем называть ландшафтным экофоном. Было выделено 6 ландшафтных экофонов: коллювоэлювиальный, коллюво-делювиальный, пролюво-делювиальный, пролювоаллювиальный, торфяный, скальный (абразионные выступы), краткие характеристики которых приведены в табл. 1. Каждый ландшафтный экофон объединяет наряду с местообитаниями, наиболее его характеризующими, также переходные к другим ландшафтным экофонам. Каждый экофон (кроме скального в нашем районе) имеет специфические для него верные виды; среди них имеются и редкие в данном районе. При сравнении с другими районами Чукотки обращает на себя внимание следующее: 1) флористическая «безликость» скального экофона, объяснимая ультракислым составом горных пород; 2) весьма незначительное своеобразие делювиального экофона, на большей части которого распространены заросли ерника. Эти особенности сказываются на доле верных видов, которая во флоре района рощи составляет 27%, а в других (несколько более южных) флорах 55—60% при сравнительно близких величинах доли видов с широкой экологической амплитудой (20—30%).

Местообитания, относимые к одному ландшафтному экофону, нередко занимают разное положение в рельефе, поскольку отложения одного генезиса могут быть и на несходных орографических элементах. Например, на высоких нагорных террасах можно встретить признаки 3 ландшафтных экофонов — поверхностные отложения делювия (у подножья спадающего на террасу склона), торфа (в центральной части террасы), элювия (в дренируемой внешней части террасы). Соответственные изменения претерпевает и микроклимат: с элювия зимой снег сдувается, на делювии накапливается, а стаивая, переувлажняет заторфованную часть террасы. Имеются также различия в температурном режиме, в особенностях миграций элементов и т. д. И все же, отложения одного происхождения в наибольшей мере характеризуют определенные элементы мезорельефа. Делювий, например, более всего распространен в нижних частях склонов гор и по их шлейфам, хотя здесь также обычны коллювий и торф. Последний перекрывает либо делювий, либо коллювий пластом до 30 см мощностью.

Нужно сказать, что в межгорных впадинах Амгуэмо-Куветского массива с континентальным режимом среды ландшафтные экофоны выделяются без труда в силу резкой контрастности условий на разных элементах

ТАБЛИЦА 1

Ландшафтные экофоны района Телекайской рощи

Экофон	Характерные местообитания[1]	Основные факторы среды	Физиономические признаки растительности	Число верных видов	Число редких видов	Индикаторные верные виды
I. Коллюво-элювиальный	11. Грядовые микроповышения на равнине 17. Поверхности моренных гряд 20. Каменистые россыпи на склонах гор 21. Щебнистые склоны гор 24. Нагорные террасы	Сухость. Частая и сильная обдуваемость сильными ветрами, зимой нередко со сдувом снега и промерзанием поверхностного слоя грунта. Почвы скелетные примитивные	Фрагментарная или равномерно сильно изреженная растительность с покрытием от 1 до 50% (редко более) без учета лишайников. Уже на небольшом расстоянии растительный покров теряется из виду	18	9	*Dicentra peregrina*, *Potentilla elegans*, *Betula middendorffii*, *Salix phlebophylla*, *Ermania parryoides*, *Helictotrichon krylovii*
II. Коллюво-делювиальный	15, 16. Склоны моренных бугров и гряд 26. Щебнисто-мелкоземистые нижние части склонов гор	Иссушение вследствие интенсивного дренажа (рыхлость субстрата). Почвы не выражены. Сильная прогреваемость на южных склонах	Покрытие от 20 до 80%. Степные участки имеют серо-соломенный цвет или белесый благодаря субстрату. Березнячки	11	2	*Silene repens*, *Carex obtusata*, *Lychnis sibirica* ssp. *samojedorum*, *Pulsatilla multifida*, *Oxytropis campestris* s. l.
III. Пролюво-делювиальный	13. Шлейфы 18. Берега горных ручьев 22. Ложбины и полосы стока	Обилие мелкозема. Хорошее снеговое укрытие зимой. Ослабленный ветровой режим. Условия обогащенного минерального и водного питания	На сухих местах обилие ерников и голубичников, парковые ивнячки. Есть тундры, переходные к горным щебнистым и к мокрым	3	1	*Parnassia kotzebuei*, *Saussurea tilesii*, *Equisetum variegatum*
IV. Пролюво-аллювиальный	1—3. Низкая терраса с рощей, старые галечники 4. Галечники, пески 5. Бывшие протоки 9. Ручьи в котловине 10. Конусы выноса	Обильное проточное (иногда сезонно) увлажнение. Слабое действие ветров. Хорошее снеговое укрытие зимой. Различные аллювиальные почвы	Лесной массив чозении. Обилие кустарников. Заболачивание затухающего аллювия. Покрытие от 0 до 100%	36	9	*Oxyria digyna*, *Minuartia rubella*, *Leymus interior*, *Ramischia obtusata*, *Luzula beringensis*
V. Торфяный	6, 7. Низкие террасы в котловине 8. Зарастающие озера 12. Шлейфо-террасы 14. Проточные болота 23. Замоховелые склоны гор	Постоянное переувлажнение. Близкое залегание вечной мерзлоты. Почвы торфяные и торфянистые	Моховые ковры на шлейфах. Бугристые и кочкарные тундры с покрытием от 60 до 100%. Бугры кустарничково-осоково-моховые	19	3	*Lycopodium annotinum* s. l. *Carex algida*, *C. chordorrhiza*, *Comarum palustre*, *Pedicularis sudetica*, ssp. *albo-labiata*, *Senecio kjellmannii*
VI. Скальный	19. Скалы каньонов 25. Останцовые скалы	Сухость. Недостаток мелкозема. Местами сильная прогреваемость и обдуваемость	Сильно изреженная петрофильная растительность, слабо заметная даже на малом расстоянии	0	0	

---

[1] Номера местообитаний по Ю. П. Кожевникову (1974),

рельефа и наличия крупных площадей с однотипными условиями, хорошо индуцируемыми поверхностными отложениями. Однако постепенность перехода условий также имеет место, причем здесь существуют два аспекта. Первый случай — индивидуальная постепенность, или полоса экотона; второй случай — типологическая постепенность, выявляющаяся при анализе.

Была предпринята попытка проанализировать выделенные по абиотическим признакам типы местообитаний и ландшафтные экофоны с точки зрения их флористического сходства — различия. Для этого был использован коэффициент Чекановского—Сёренсена $K=\frac{2c}{a+b}\times 100$, где c — число общих видов сравниваемых типов местообитаний, a и $в$ — числа видов этих типов местообитаний. Подсчет производился на основе табличного списка флоры (Кожевников, 1974). Особенностью полученной матрицы явилось отсутствие нулевых значений. Основная область найденных значений коэффициента 20—45. На основе самых больших значений его (при $K>45$) был построен граф, изображенный на рис. 1. Как и всякий подобный граф, построенный на плоскости, он не показывает

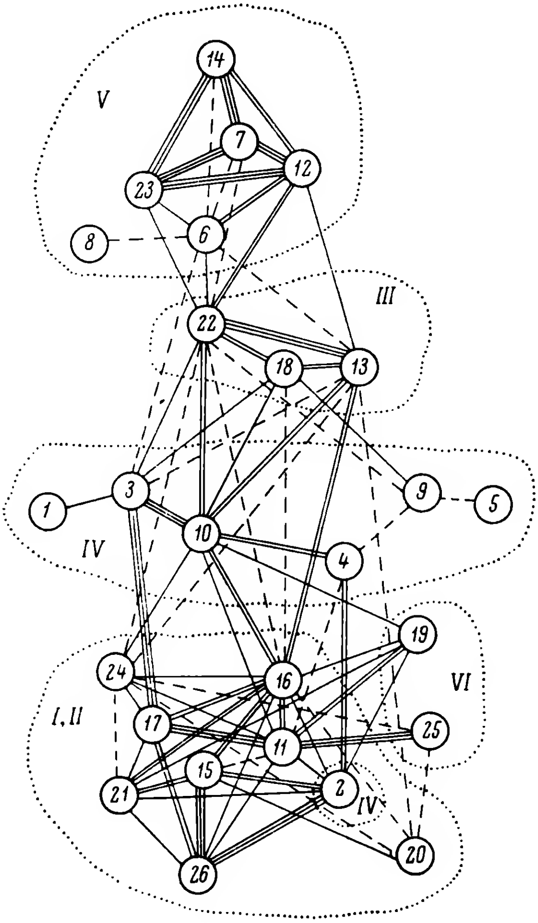


Рис. 1. Граф максимальной флористической общности типов местообитаний в районе Телекайской рощи.

Прерывистой линией обозначены связи с коэффициентом (K) 45—50; одной линией — с K 50—54; двумя линиями с K 55—60; тремя линиями с K более 60; пунктиром обозначены группы местообитаний, относимые к одному экофону; римские цифры показывают разные экофоны согласно табл. 1; арабские цифры — номера типов место обитаний.

относительной общности с помощью масштаба, т. е. длина линий произвольна, но их число и характер соответствуют определенной степени общности. Таким образом, граф может быть деформирован в широких пределах, но все же целесообразно придать ему форму, облегчающую его интерпретацию.

Построение данного графа не вызвало затруднений: все необходимые для соединения звенья с $K > 45$ оказывались рядом. Это служит признаком флористической близости типов местообитаний в пределах того или иного ландшафтного экофона, хотя в целом граф обнаруживает слабую дискретность. Последнее вообще свойственно этому способу моделирования и в известной степени отражает континуальные отношения, существующие в природе (Василевич, 1969 : 172). При попытке отбросить виды с широкой экологической амплитудой (эвритопные) степень флористической общности падала, но соотношение показателей сходства сохранялось и граф практически не изменялся. Структура графа показывает: максимальная флористическая общность между местообитаниями существует в пределах торфяного экофона; местообитания пролюво-делювиального и пролюво-аллювиального экофонов оказываются связанными рыхло, но все же максимальная общность состава видов «стягивает» соответствующие местообитания в один экофон, определяемый, как говорилось, по абиотическим признакам. Коллюво-элювиальный экофон не отделим от коллюво-делювиального; кроме того, к этому комплексу отчетливо тяготеют флористические наборы старых галечников (2) в роще (затухший аллювий), а через их посредство и комплекс галечников и песков активного аллювия (4). Эти связи могут считаться естественными, во-первых, потому что мы оперируем с полными наборами видов одного типа местообитаний без учета

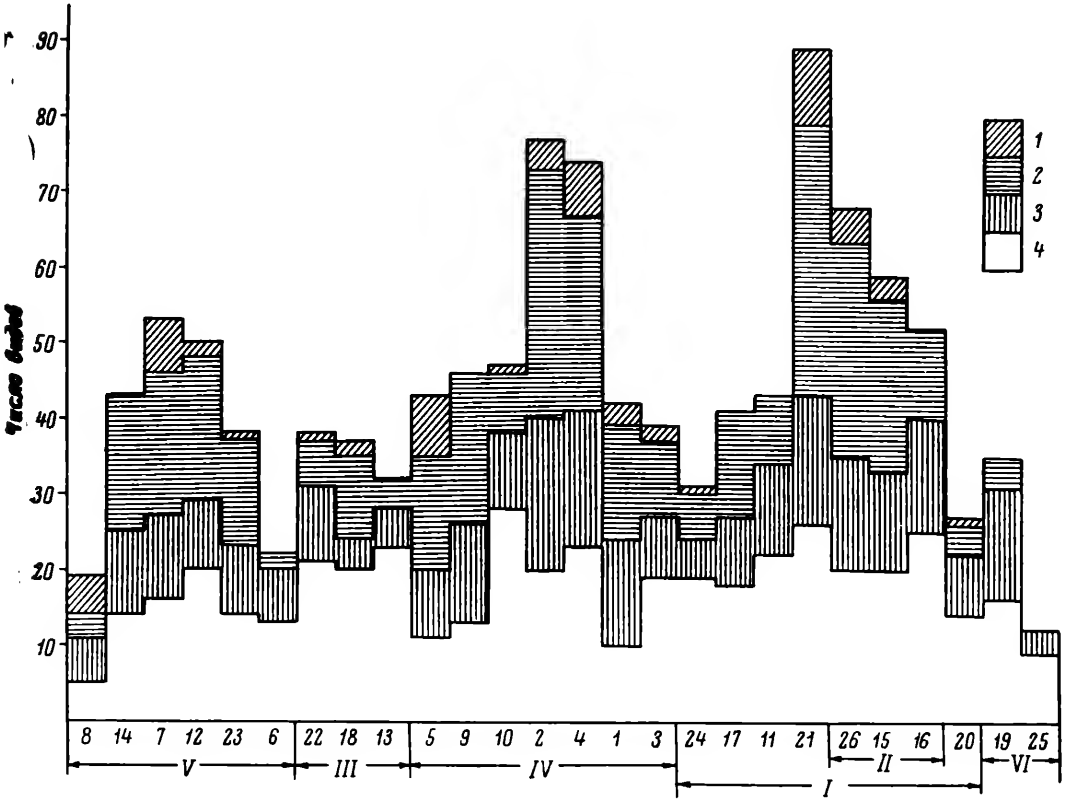


Рис. 2. Распределение видов с различной широтой экологической амплитуды по типам местообитаний в районе Телекайской рощи.

Виды: *1* — монотопные; *2* — гемистенотопные; *3* — стенотопные; *4* — гемиэвритопные и эвритопные; *арабскими* цифрами показаны номера местообитаний; *римскими* — номера экофонов согласно табл. 1.

их константности; во-вторых, потому что виды щебнистых горных склонов вообще весьма обычны на галечниках рек тундровой зоны.

В направлении сверху вниз граф показывает переход от условий переувлажнения к условиям иссушения, в основном за счет усиления дренажа в пределах соответствующих местообитаний. Кроме того, коллюво-делювиальный экофон характеризуется интенсивной инсоляцией, в силу чего здесь существуют участки каменистых степей. В таких же условиях участки подобных каменистых степей существуют в западной Гренландии (Böcher, 1949).

Широта экологической амплитуды видов служит существенным показателем отношений в пределах конкретной флоры. В целом во флоре района рощи существуют следующие отношения: эвритопные и гемиэвритопные виды — 32, гемистенотопные — 31, стенотопные — 106, монотопные [1] — 62. Соотношение групп типов с разной широтой экологической амплитуды в пределах выделенных типов местообитаний и экофонов показаны на рис. 2.

На этом рисунке можно видеть, что существует зависимость между общим числом видов, встречающихся в местообитаниях данного типа, и числом видов с разной широтой экологической амплитуды. В частности, можно сделать вывод, что с увеличением числа видов в местообитаниях одного типа в основном увеличивается стенотопная фракция. Обычно это виды, не играющие ландшафтной роли, иногда весьма редкие. Они могут встречаться в нескольких местообитаниях, относящихся к разным типам, но, как правило, одного ландшафтного экофона. Из рис. 2 также следует, что имеется связь между степенью флористической общности типов местообитаний и соотношением в них видов с разной широтой экологической амплитуды, а также между данными показателями и общим числом видов в каждом типе местообитаний. Благодаря этой зависимости различные типы галечников (2 и 4) связаны с горными местообитаниями, в частности, с коллюво-делювиальным экофоном. Эти связи осуществляются в основном за счет стенотопных видов, в том числе многих степных, спорадически встречающихся на участках с разреженным древостоем. Такая же связь существует между коллюво-делювиальным и коллюво-элювиальным экофонами, причем она также зависит от присутствия на них степных видов.

Было проанализировано соотношение экобиоморф (в самом широком понимании) во флоре рощи. Результат анализа приведен в табл. 2. Наличие трех видов деревьев (из которых лишь *Salix udensis* представлена единичными особями) согласуется с данными о наличии также трех древесных пород в аналогичных лесных форпостах: Море-Ю (Толмачев и Тока-

ТАБЛИЦА 2

Соотношение различных экобиоморф во флоре района Телекайской рощи

Экоморфы	Биоморфы					
	деревья	кустарники	кустарнички	шпалерные кустарнички	травы	всего
Ксерофиты	—	—	2	1	42	45
Мезоксерофиты	—	3	10	6	26	45
Мезофиты	3	18	—	—	48	69
Гигромезофиты	—	1	—	—	26	27
Гигрофиты	—	—	—	—	34	34
Гидрофиты	—	—	—	—	13	13
Всего	3	22	12	7	189	233

Примечание. *Betula exilis* и *Vaccinium uliginsum* имеют по 2 биоморфы (кустарнички и кустарники).

---

[1] Виды, характерные для какого-либо одного типа местообитаний.

ТАБЛИЦА 3

Таксономический спектр флоры района Телекайской рощи

Семейство	Число видов		Число родов
	абсолютное	%	
1. *Cyperaceae*	27	12	3
2. *Poaceae*	26	11	14
3. *Asteraceae*	20	9	9
4. *Salicaceae*	17	7	2
5. *Caryophyllaceae*	16	7	8
6. *Brassicaceae*	14	6	7
7. *Rosaceae*	13	6	8
8. *Fabaceae*	10	4	3
9. *Ranunculaceae*	9	4	3
10. *Juncaceae*	8	3	2
11. *Saxifragaceae*	7	3	1
12. *Scrophulariaceae*	7	3	1
13. *Ericaceae*	6	2.5	6
14. *Polygonaceae*	6	2.5	3
15. *Betulaceae*	5	2	2
16. *Papaveraceae*	5	2	1

ревских, 1968), о. Кодьяк (Griggs, 1934), дельта р. Макензи (Хейссер, 1969) и др. Показательно большое число видов кустарников (22), в подавляющем большинстве мезофильных. Число ксероморфных видов (90) превосходит число видов в той или иной мере гигроморфных (74), что хорошо согласуется с резко континентальным климатом района рощи.

Каждый ландшафтный экофон имеет одну основную экоморфу и однудве подчиненных, но биоморфы в нем могут быть самые разные.

Следует отметить отсутствие во флоре представителей подушковидной формы роста, хотя *Potentilla elegans* и *Crepis nana* приближаются к этой биоморфе.

Таксономический анализ. Флора района рощи включает 39 семейств (в дробном понимании), 103 рода, 233 вида и расы. В приводимый ниже таксономический спектр флоры включены семейства, насчитывающие 5 и более видов (табл. 3).

Расположение в данном ряду первых трех семейств характерно для всех чукотских и большинства других арктических флор. Но уже четвертое место, занимаемое ивами, представляет аномалию по отношению к остальным чукотским флорам (за исключением флоры оз. Экитыки), хотя в некоторых пунктах (например, в истоках Канчалана [1]) число видов ив может быть даже бóльшим. В лесном острове Море-Ю *Salicaceae* также стоит на 4-м месте, как и в некоторых других конкретных флорах Большеземельской тундры: Сава-Ю, Сивая Маска (Ребристая, 1971). Во флоре всей Чукотки (список составлен Б. А. Юрцевым и В. В. Петровским) ивовые стоят на 10-м месте, во флоре Канадского архипелага на 8-м (Porsild, 1957), в субарктической горной флоре Сунтар-Хаята — на 6-7-м (Юрцев, 1968а). Из 16 видов ив в районе рощи 3 вида кустарнички, 12 — кустарники, 1 — низкое дерево. Положение сем. *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae* и *Rosaceae* является нормальным для Чукотки. Место *Fabaceae* в данной флоре соответствуют таковому во флоре всей Чукотки, однако если сравнивать чукотские конкретные флоры, то в большинстве их бобовые занимают места, начиная от 10-го.

Если количество видов бобовых убывает в направлении от района рощи на восток, то число видов норичниковых, камнеломковых и лютиковых заметно возрастает. Заслуживает большого внимания повышенное число видов *Betulaceae* в районе рощи, поскольку лишь в сравнительно немногих флорах Чукотки есть по 2 представителя этого семейства, в большинстве же флор встречается только *Betula exilis.* Место березовых в таксономическом спектре флоры нашего района такое же, как и во флоре Сунтар-Хаята. Присутствие представителя сем. *Cupressaceae* — дополнительный аргумент в пользу отнесения флоры рощи к южному варианту континентальных флор восточносибирского сектора Гипоарктики.

---

[1] Семейство ивовых занимает во флоре истоков Канчалана 7-е место, однако флора там богаче на 60 видов.

Таксономический спектр показывает заметное ослабление арктических черт в структуре флоры района, что следует и из других показателей (см. ниже). Уменьшение числа видов в важнейших арктических семействах в данном случае почти не сопровождается выдвижением на первые места преимущественно внеарктических семейств.

Географический анализ. Роща располагается на широте 67°45′ (Васьковский, 1958), т. е. почти на той же широте, что и лесной остров Море-Ю (65°50′ с. ш.), но значительно южнее северных лесных островов на Таймыре: Тит-Ары (72° с. ш.) (Тихомиров и Штепа, 1956) и Ары-мас (72°30′ с. ш.) (Норин и др., 1971). На Аляске форпосты леса имеются в среднем течении р. Ноэтак, граница хвойных деревьев проходит по южному склону хр. Брукса, а в дельте р. Макензи деревья почти достигают побережья океана, но по широте этот предел несущественно отличается от положения Телекайской рощи.

Северную циркумполярную границу леса в основном образуют хвойные породы. Почти на всем протяжении этой границы встречаются представители рода *Betula*, древесные формы которого в ряде случаев (Кольский полуостров, полярный Урал, п-ов Лабрадор, Гренландия) заходят в тундры или субальпийский пояс. Кроме берез, вдоль северной границы леса встречаются местами виды рябин, тополей; однако все эти породы довольно низкорослы у северного предела древесной растительности, лишь *Populus balsamifera* на Аляске является крупным деревом.

Только на Чукотке крупные лиственные деревья образуют краевые форпосты леса, отрываясь от предела распространения хвойных; это было отмечено еще Майделем (Сочава, 1929). Роща на р. Телекае является самым крайним северо-восточным форпостом леса в Чукотской тундре.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение долготных и широтных элементов флор района Телекайской рощи

(не учтены маки и одуванчики)

Широтные элементы	Долготные элементы								
	циркумполярные	европейско-сибирско-западноамериканские	сибирско-американские	восточносибирско-американские	сибирско-западноамериканские	восточносибирско-западноамериканские	сибирские	восточносибирские	сумма
Арктические	4	—	2	—	—	—	—	—	6
Аркто-альпийские . . .	32	—	4	—	4	13	—	—	53
Аркто-гипоарктические	17	—	1	4	2	3	—	1	28
Аркто-бореальные . . .	6	—	5	1	—	—	—	4	16
Аркто-гипоаркто-альпийские	10	6	—	17	4	6	—	7	50
Гипоаркто-бореальные	14	—	—	5	3	—	3	24	49
Гипоаркто-альпийские	4	—	4	—	—	3	—	9	20
Сумма	87	6	16	27	13	25	3	45	222

Подсчет соотношений различных географических элементов (табл. 4) вскрывает некоторые существенные отличия данной флоры от флор более восточных районов Чукотки. Так, арктический элемент представлен в ней всего 6 видами, найденными в небольшом обилии на Правом Телекае близ наледей. Слабо представлен аркто-альпийский элемент; мало аркто-гипоарктических видов, но много видов, имеющих бореальную часть ареала. Виды, присутствующие в высокогорьях лесной зоны, составляют немногим больше половины флоры (123). Напротив, только 34 вида данной флоры не выходят за пределы Арктики. Циркумполярные виды составляют всего 33% флоры, тогда как в других флорах Чукотки этот показатель приближается к 50%. 176 видов встречаются в Сев. Америке, тогда как собственно сибирских видов всего 48, в том числе 45 восточносибирских. Последние придают флоре района рощи своеобразный восточносибирский колорит. Как видно из табл. 4, основная часть восточносибирских видов по широтному распространению является гипоаркто-бореальной.

Историческая интерпретация. Не вызывает сомнения голоценовый возраст чозениевой рощи и рощиц белой березы, поскольку весь район хранит свежие следы крупного долинного оледенения, позднеплейстоценового или даже раннеголоценового, возможно, синхронного ранним стадиалам Тустумены на Аляске, в понимании Карлстрома (1965). Нет особых оснований полагать, что чозения проникла на Телекай в эпоху климатического оптимума (альтитермал, гипситермал) 5000 лет назад, поскольку и в настоящее время климатические условия в данном районе благоприятны для ее произрастания. Ближайшие к Телекаю рощи чозении имеются в 100—150 км к юго-западу, в верховьях р. Белой, почти на той же широте (67°40′) (Васьковский, 1958), откуда семена чозении могли заноситься к востоку по трогам Амгуэмо-Куветского массива, найдя благоприятную обстановку для прорастания и дальнейшего развития на Левом Телекае. Нет также оснований полагать, что проникновение чозении в данный район связано с потеплением в XX веке нашей эры, поскольку многие деревья имеют больший возраст. Скорее всего современная популяция *Chosenia arbutifolia* появилась на Телекае в какой-то промежуток времени в течение последних 3000 лет, когда сформировался крупный массив галечников в результате блуждания реки (рис. 3), что послужило причиной глубокого протаивания мерзлоты на большой площади. Имея стержневую корневую систему, чозения селится лишь в местах залегания мерзлоты на глубине не менее 2—3 м (Скворцов, 1966). Возможно, что сходную историю в районе рощи имеет и *Salix udensis*. В отношении же древесной формы березы (рис. 4) представляется более вероятным, что этот вид проник в Амгуэмо-Куветский массив сразу после стаивания ледников или уже во время их таяния, когда климат улучшился. В последнее межледниковье древесная береза достигала восточного побережья Чукотского полуострова (Петров, 1965, 1967; Hopkins, 1972); можно предполагать, что *Betula cajanderi* ssp. *minutifolia* имеет родственные отношения с *B. kenaica*, распространенной на границе древесной растительности на Аляске и о. Кодьяк (Griggs, 1934).

Среди представителей ксерофитного комплекса имеется группа видов с американско-сибирским континентальным ареалом (*Carex supina* ssp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*, *Pulsatilla multifida* и др. — рис. 5). Виды этой группы были распространены в Берингии в континентальную фазу последнего, а, быть может, и более ранних оледенений плейстоцена (Юрцев, 1968а, б); некогда их ареалы были более целостными, чем теперь, но в области Берингии они, как правило, были приурочены к пространству осушенного шельфа. Последнее погружение Берингии, сопровождавшееся изменением климата в сторону океаничности, вызвало разрыв ареалов видов этой группы, сохранившихся лишь в континентальных районах Азии и Америки.

Таким образом, современная флора района рощи сформировалась в голоцене из следующих групп видов, перечисленных ниже в той последовательности, в какой они, можно думать, проникли в данный район: 1) остаточные аборигенные представители флоры последнего периода наступления ледников, пережившие его в верхних частях южных склонов гор (*Luzula confusa*, *Hierochloë alpina*, *Saxifraga cernua* и другие резистентные виды); 2) арктические хионофильные виды, характерные для переувлажненных участков (*Phippsia algida*, *Pleuropogon sabinii*, *Saxifraga hyperborea* и др.); они расселялись в начале периода потепления и таяния ледников; в настоящее время, по-видимому, близки к исчезновению в этом районе; 3) криоксерофильные виды, проникшие сразу вслед за исчезновением льда и установлением резко континентального климата; к этой группе относятся растения с американо-сибирским дизъюнктивным и восточносибирским ареалами; в тот же период здесь могла появиться и древесная береза; 4) бореальные виды (*Oxycoccus microcarpus*, *Corallorhiza trifida*, *Alnus fruticosa* и др.), расселявшиеся в период развития моховых ковров; 5) *Chosenia arbutifolia*; ее проникновение мы склонны относить к основному периоду формирования современных гипоарктических ландшафтов данного района.

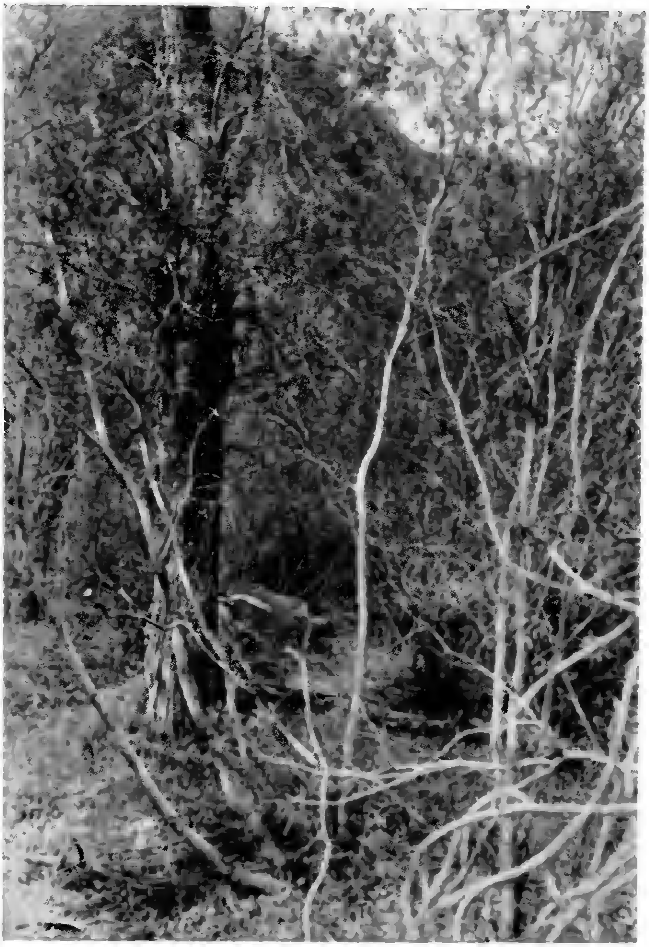


Рис. 3. Телекайская роща, приречный участок.

Основываясь на ряде наблюдений, мы полагаем, что в современную геологическую эпоху (в голоцене) произошло весьма значительное тектоническое поднятие приамгуэмских горных систем. Если это так, то следует предположить, что степень континентальности макроклимата Амгуэмо-Куветского массива уменьшилась с начала голоцена. И хотя климат межгорных впадин этого массива и теперь еще резко континентальный, на разных элементах ландшафтов наблюдается резкая мозаичность мезоклиматов; вызванное этим существование резких градиентов в растительном покрове

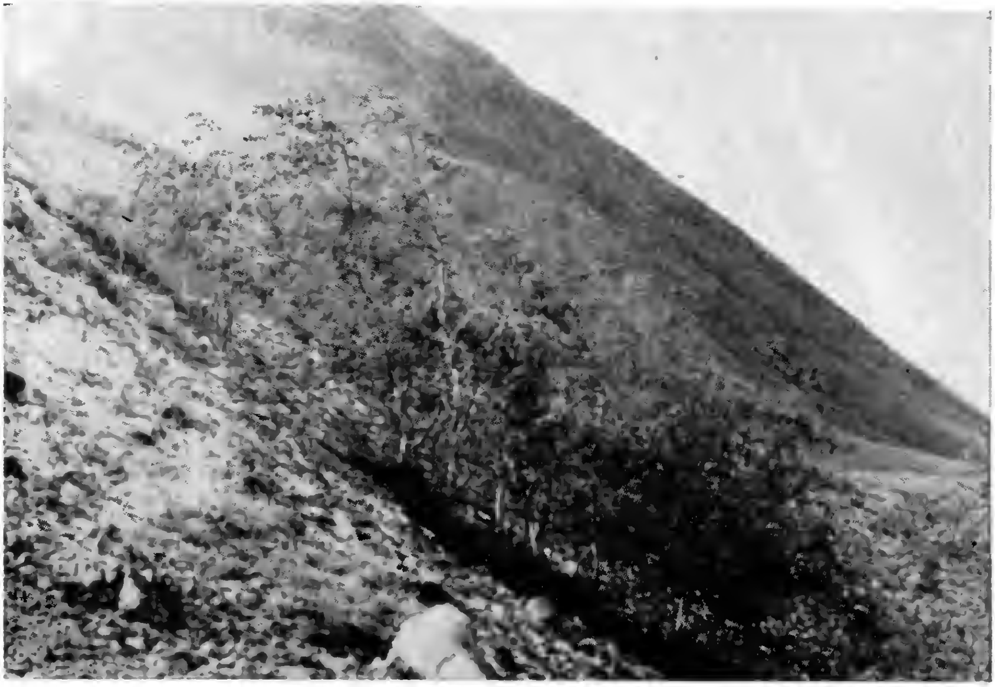


Рис. 4. Рощица берез в нижней части склона горы в окрестностях Телекайской рощи.

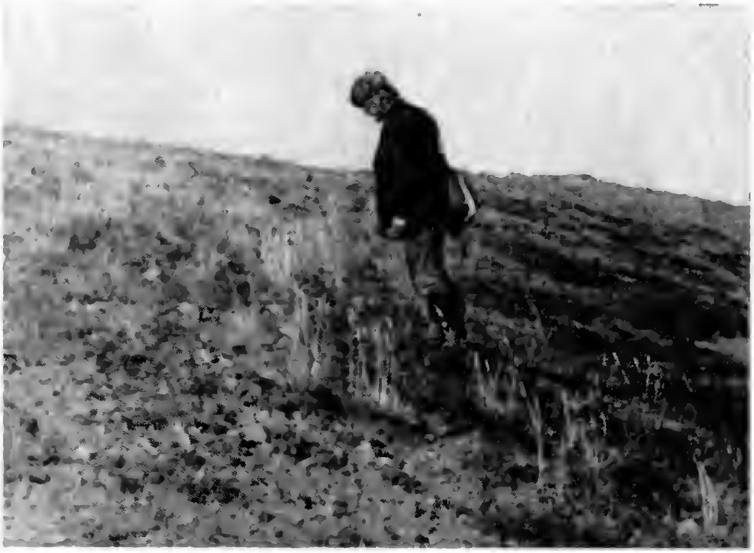


Рис. 5. Участок каменистой степи на южном склоне моренного вала в окрестностях Телекайской рощи. Чуть дальше фигуры человека степная растительность сменяется кустарничковой с господством багульника (темные пятна); при этом не наблюдается различия в среде, т. е. оба фитоценоза находятся в пределах одного местообитания.

способствует сохранению реликтовых видов. В районе рощи на положение реликтов теперь перешли даже многие позднеголоценовые по времени иммиграции виды, в том числе и чозения.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1956). Заселение тундры лесом в современную эпоху. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 1. — Баранова Ю. П., С. Ф. Бискэ. (1964). Северо-Восток СССР. В сб.: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Васьковский А. П. (1958). Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников. Матер. по геологии и полезн. ископаемым северо-востока СССР, 13. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1966). Флора крайнего востока Чукотского полуострова. В сб.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Игошина К. Н. (1966). Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. В сб.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Карлстром Т. (1965). Данные о четвертичном оледенении в северной части Тихого океана и планетарные изменения климата. В сб.: Антропогеновый период в Арктике и Субарктике. — Кожевников Ю. П. (1974). Флора и экологические условия района Телекайской рощи (центральная Чукотка). Бот. ж., 59, 4. — Медведев П. М. (1952). О пределе леса и причинах безлесья тундр Азии. Изв. ВГО, 84, 3. — Норин Б. Н., И. В. Игнатенко, А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус. (1971). Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр). Бот. ж., 56, 9. — Петров О. М. (1965). Палеогеография Чукотского полуострова в позднем неогене и четвертичном периоде.В сб.: Антропогеновый период в Арктике и Субарктике. — (Петров О. М.) Petrov O. M. (1967). Paleogeography of Chukotka during late neogene and quarternary time. In: Bering Land Bridge. — Раменский Л. Г. (1971). Проблемы и методы изучения растительного покрова. — Ребристая О. В. (1971). Флора востока Большеземельской тундры. Автореф. дисс. — Скворцов А. К. (1966). Род *Chosenia* Nakai. Арктическая флора СССР, 5. — Сочава В. Б. (1929). О пределе лесов на крайнем северо-востоке Азии. Природа, 12. — Сочава В. Б. (1930). О некоторых интересных растениях Анадырского края. Ж. русск. бот. общ., 15, 4. — Тихомиров Б. А. (1947). Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичный период. Рефераты н.-и. работ за 1945 г. Отдел биол. наук АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1959). Древонасаждения в Гренландии. Лесн. ж., 6. — Тихомиров Б. А. и В. А. Гаврилюк. (1966). К флоре беринговского побережья Чукотского полуострова. В сб.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Тихомиров Б. А. и В. С. Штепа. (1956). К характеристике лесных форпостов в низовьях р. Лены. Бот. ж., 41, 8. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. — Толмачев А. И. и С. А. Токаревских. (1968). Исследование района «лесного острова» у р. Море-Ю в Большеземельской тундре. Бот. ж., 53, 4. — Хейссер К. (1969). Ботанико-географические исследования плейстоцена Аляски и северо-западного побережья Тихого океана. В сб.: Четвертичный период в США, 2. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. — Юрцев Б. А. (1968а). Флора Сунтар-Хаята. — Юрцев Б. А. (1968б). Основные моменты четвертичной истории флоры берингийской Чукотки. В сб.: Проблемы изучения четвертичного периода (тезисы). Хабаровск. — Юрцев Б. А. (1972). Степные сообщества чукотской тундры и проблема плейстоценовой «тундростепи». В сб.: Проблемы изучения четвертичного периода. — Юрцев Б. А., Ю. П. Кожевников, А. А. Нечаев. (1972). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 57, 7. — Böcher T. W. (1949). Climate, soil, and lakes in continental West Greenland in relation to plant life. — Griggs R. F. (1934). The edge of the forest in Alaska and the reasons for its position. Ecology, 15, 2. — Griggs R. F. (1946). The timberlines of northern America and their interpretation. Ecology, 27, 4. — Hopkins D. (1972). The paleogeography climate history of Beringia during late cenozoic time. Inter-Nord, 12. — Hustich I. (1962). A comparison of the floras on subarctic mountains in Labrador and in finnish Lapland. — Ostenfeld C. H. (1926). The flora of Greenland and its origin. — Porsild A. E. (1957). Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. — Young S. B. (1971). The vascular flora of St. Lawrence island with special reference to floristic zonation in the arctic regions. Contributions Gray Herbarium Harvard University, 201.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1973.

SUMMARY

The paper concerns the analysis of the Telekaj Grove area flora (Kozhevnikov, 1973). The main habitat types were united on the basis of their environment likeness, which is supposed to be indicated by the kind of the uppermost geological stratum. The parallel floristic comparison of the habitat types by means of calculating the Chekanovsky's — Sørensen's coefficient has been made. There is a close coincidence between the similar habitat groups of the same surface strata and the closed floristic groups. The environments connected with the same surface strata can be reffered to as ecobackgrounds. Six ecobackgrounds have been established.

The taxonomical and geographical analysis show a poor representation of the arctic elements as well as of the continental East-Siberian aspects of the flora. *Chosenia arbutifolia* is supposed to have penetrated into the area under study somewhere within the last 3000 years.

УДК 581.8+576.3] 581.824 : 582.931.4

Ю. В. Гамалей

СИМПЛАСТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В МЕЛКИХ ЖИЛКАХ ЛИСТА *FRAXINUS* (К ВОПРОСУ О ТРАНСПОРТЕ САХАРОВ В ЛИСТЕ)

YU. V. GAMALEY. THE SYMPLASTIC CONTACTS IN MINOR VEINS OF *FRAXINUS* LEAF (ON THE TRANSPORT OF SUGARS IN THE LEAF)

В оболочке паренхимных клеток флоэмы мелких жилок листа двух видов *Fraxinus* найдены специальные структурные приспособления — плазмодесменные поля; каждое из них включает от 50 до 100 плазмодесм. Плазмодесмы располагаются на утолщенных участках оболочки. Плазмодесменные поля встречаются на стенках, общих с клетками мезофилла и с ситовидными элементами. Степень развития цитоплазматических контактов в цепи—клетка мезофилла—паренхимная клетка флоэмы—ситовидный элемент заставляет предполагать симпластический транспорт сахаров на всем пути от мест синтеза к ситовидным элементам мелких жилок. Данные по видам *Fraxinus* сравниваются с данными по другим видам растений. Обсуждаются существующие теории оттока сахаров из листа.

В связи с проблемой оттока продуктов фотосинтеза из листа заслуживают внимания детали структурной организации паренхимных клеток флоэмы мелких жилок. Известно, что флоэма мелких жилок, в отличие от флоэмы крупных жилок, выполняет не столько проводящую, сколько собирательную функцию. И паренхимные клетки играют, по-видимому, важную роль в этом процессе. Это те самые клетки, которые с анатомических позиций иногда описываются как клетки-спутники ситовидных элементов мелких жилок (Esau, 1967; Trip a. Colvin, 1970), иногда — как клетки флоэмной паренхимы (см. Esau, 1967). Строго говоря, оба термина в классическом их понимании не очень подходят. Первый — потому, что не все из этих клеток могут быть названы клетками-спутниками на основании определенной онтогенетической и топографической связи с конкретными ситовидными элементами. Число их на поперечном срезе мелкой жилки значительно превышает число ситовидных элементов. И, кроме того, диаметр этих клеток всегда больше, чем диаметр ситовидных элементов, что для типичных клеток-спутников не характерно. Второй термин не подходит потому, что структурно они обнаруживают мало сходства с клетками настоящей флоэмной паренхимы вторичных тканей. Эзау (Esau, 1972) в одной из своих работ о мелких жилках высказала мнение, что в данном случае нецелесообразно проводить деление на клетки-спутники и другие паренхимные элементы, и предложила все эти клетки именовать как паренхимные клетки флоэмы мелких жилок. Ниже мы будем придерживаться этого термина.

С функциональной точки зрения Фишер (Fischer, 1885) и позже Эзау (1967) предложили называть эти клетки промужеточными, а Ганнинг с сотрудниками (Gunning и др., 1968) — передаточными клетками. Оба термина основаны на том, что по положению и предполагаемой функции паренхимные клетки мелких жилок являются посредниками между ассимилирующими и проводящими элементами листа.

Анатомические и физиологические исследования последних лет позволяют считать, что эти клетки играют доминирующую роль в механизме переноса продуктов фотосинтеза от клеток мезофилла к ситовидным элементам. Наиболее убедительны в этом отношении авторадиографические работы, отчетливо показавшие, что меченые ассимиляты прежде чем поступить в ситовидные элементы накапливаются в паренхимных клетках мелких жилок (Nakata a. Leopold, 1967; Geiger a. Cataldo, 1969; Trip, 1969). В связи с этим был проявлен большой интерес к наблюдениям ультраструктуры клеток этого типа. Появился целый ряд работ, в которых довольно детально представлена цитоморфологическая характеристика паренхимных клеток мелких жилок (Esau, 1967, 1972; Trip a. Colvin, 1970; Esau a. Hoefert, 1971). Прежде всего выяснилось, что они имеют очень плотный, богатый органеллами протопласт, чем резко выделяются среди окружающих клеток жилки и мезофилла. Второй отличительной чертой их оказалось преобладание митохондрий в цитоплазме. И, наконец, в них были обнаружены чрезвычайно специфические с точки зрения механизма поглощения веществ клеткой структуры — протуберанцы оболочки (Gunning и др., 1968). Все три перечисленные структурные особенности свидетельствуют о том же, что и физиологические данные: об активном поглощении этими клетками растворов, содержащих продукты фотосинтеза, из окружающего межклеточного пространства (или из окружающих клеток). Протуберанцы оболочки трактуются как приспособления, увеличивающие поверхность обмена протопласта с окружающим «свободным пространством» (Pate a. Gunning, 1972), поэтому обнаружение их в паренхимных клетках мелких жилок явилось существенным доводом в пользу того, что транспорт сахаров первоначально идет именно по «свободному пространству», откуда они активно поглощаются протопластами паренхимных клеток, преобразуются и передаются в расположенные рядом ситовидные элементы. Богатые органеллами и высокоактивные в метаболическом отношении протопласты паренхимных клеток выполняют роль насоса, нагнетающего раствор сахаров в ситовидные элементы. Такая точка зрения вполне согласуется с концепцией транспорта сахаров по «свободному пространству», основанной на результатах физиологических экспериментов (Курсанов, 1969, 1973; Курсанов и Бровченко, 1969, 1971). Однако выяснилось, что первые два из указанных признаков паренхимных клеток мелких жилок (исключительно плотный протопласт и обилие митохондрий) постоянно наблюдаются у всех исследованных растений, а протуберанцы оболочки не являются их обязательным признаком. Из 37 семейств лишь у представителей семи в паренхимных клетках мелких жилок были найдены протуберанцы оболочки, причем постоянно они встречались у представителей только одного семейства *Leguminosae* (Gunning и др., 1968). У представителей других семейств таких структурных приспособлений для поглощения растворов из апопласта в паренхимных клетках жилок не обнаружено, хотя они несомненно по своему функциональному назначению являются передаточными клетками. Нет их и в мелких жилках наиболее изученного в отношении движения сахаров растения сахарной свеклы (см. Esau, 1967, 1972; Trip a. Colvin, 1970).

Другая возможность для транспорта сахаров в ситовидные элементы — симпластический путь. Этот вариант не исключается большинством исследователей ультраструктур (Shin a. Currier, 1969; Esau a. Hoefert, 1971; Campbell, 1972), в том числе и теми, которые в целом склоняются в пользу апопластического транспорта сахаров (Gilder a. Cronshaw, 1973). Структурным приспособлением для симпластического транспорта должны быть плазмодесменные связи между клетками, расположенными на пути от ассимилирующих к проводящим элементам, т. е. прежде всего их следует искать тоже в паренхимных клетках мелких жилок. То, что плазмодесмы существуют в стенках между паренхимными клетками и ситовидными элементами, между соседними паренхимными клетками и между паренхимными клетками и клетками мезофилла (или клетками обкладки, когда она есть), хорошо известно (Esau, 1967, 1972; Esau a. Hoefert, 1971). Более того, отмечается значительное развитие плазмодесменных контактов между этими клетками, и это важно, поскольку, помимо всего прочего, вопрос сводится еще и к тому, достаточно ли их количество для обеспечения массового тока сахаров.

Мы изучали ультраструктуру паренхимных клеток мелких жилок у растений, еще не охваченных такими исследованиями, — у представителей рода *Fraxinus* (сем. *Oleaceae*). Протуберанцы оболочки не удалось обнаружить в паренхимных клетках этих растений. Зато характер развития плазмодесменных связей в них заслуживает внимания. Охарактеризовать эту структурную особенность паренхимных (передаточных) клеток мелких жилок листа *Fraxinus* и обсудить ее в свете существующих взглядов на функционирование клеток этого типа — цель данной статьи.

Материал и методы

В качестве материала для исследования использовались закончившие рост листья *Fraxinus ornus* L. и. *Fr. oxycarpa* Willd. Небольшие кусочки листовой пластинки фиксировались на холоде 3%-м глутаровым альдегидом (3 часа), промывались фосфатным буфером и пост-фиксировались 2%-й четырехокисью осмия (15 часов). Обезвоживание проводилось в серии спиртов и ацетонов, заливка — в эпоксидную смолу эпон 812. Ультратонкие срезы, полученные на ультратоме Raichert, окрашивались цитратом свинца, Наблюдения и съемка велись на электронном микроскопе JEM-7A.

Результаты наблюдений

На поперечном срезе мелких жилок листа *Fraxinus* видны 2—3 ситовидных элемента и 5—6 паренхимных клеток флоэмы (рис. 1, табл. I, см. вклейку). В верхней части пучка располагаются трахеальные элементы (обычно один), в нижней — ситовидные элементы. И те, и другие окружены группой паренхимных клеток, которые граничат непосредственно с клетками губчатого мезофилла. У представителей сем. *Oleaceae* клетки обкладки отсутствуют. В нашу задачу входит рассмотрение структуры только флоэмных компонентов: ситовидных элементов и паренхимных клеток.

Ситовидные элементы мелких жилок — длинные узкие клетки, имеющие 4—6 мкм в поперечнике. В зрелом состоянии они бедны протоплазматическими компонентами (табл. I). Возле клеточной оболочки располагаются плазмалемма и ассоциирующиеся с ней агрегаты типичного для ситовидных элементов эндоплазматического ретикулюма. В этом же пристенном слое можно встретить некоторое количество измененных митохондрий и пластид. В виде фибриллярных скоплений наблюдается Ф-белок, но в незначительных концентрациях и обычно только в районе пор ситовидных пластинок. Бо́льшая часть внутриклеточного пространства электроннопрозрачна и «бесструктурна» (в смысле отсутствия органелл и других наблюдаемых в электронный микроскоп компонентов).

Диаметр паренхимных клеток флоэмы мелких жилок приблизительно вдвое больше, чем диаметр ситовидных элементов (10—12 мкм). Протопласт этих клеток, наоборот, исключительно электронноплотен и насыщен органеллами. В них всегда присутствуют крупное ядро, митохондрии, пластиды, рибосомы, диктиосомы, эндоплазматический ретикулюм, вакуоли, т. е. все основные структурные компоненты растительной клетки (табл. II—IV). Среди органелл наиболее многочисленны митохондрии, имеющие хорошо развитую систему пластинчатых крист. Пластиды по типу мембранной системы близки к хлоропластам (содержат мелкие граны). Эндоплазматический ретикулюм представлен обоими типами: гранулярным и агранулярным. Цистерны агранулярного ретикулюма более короткие и обычно располагаются в пристенном слое цитоплазмы (табл. IV). Диктиосомы сранительно редки. Вакуолярный аппарат состоит из множества небольших емкостей. Слияние их в единую вакуоль не происходит. Вблизи плазмалеммы часто встречаются цитоплазматические микротрубочки. Впечатление высокой плотности цитоплазмы связано с насыщенностью ее свободными рибосомами. Нет нужды более детально останавливаться на общей цитоморфологической характеристике ситовидных элементов и паренхимных клеток флоэмы мелких жилок, поскольку эти данные широко представлены в литературе, и наши наблюдения по *Fraxinus* в этом отношении ничем принципиально новым не дополняют уже имеющиеся сведения.

Наиболее интересные и в некоторой степени новые данные, полученные при изучении *Fraxinus*, относятся к структуре межклеточных протоплазматических связей в мелких жилках. В стенках паренхимных клеток найдено множество плазмодесменных групп, каждая из которых включает 50—100 отдельных плазмодесм (табл. I—IV). Группы плазмодесм располагаются на утолщенных участках оболочки, имеющих вид дискообразных подушек (табл. II—IV, рис. 2). Утолщения имеются только у оболочки паренхимной клетки, у клеток мезофилла и ситовидных элементов в местах локализации плазмодесм оболочка не утолщается. Плазмодесмы в группах располагаются с довольно постоянным интервалом, близким к ширине плазмодесменного канала, хотя могут быть и отклонения, чаще в сторону его увеличения. Плазмодесменные каналы со стороны паренхимных клеток окружены некоторым количеством электроннопрозачного материала — по-видимому, каллозы. Это наиболее заметно на поперечных срезах плазмодесм (табл. II, *б*). Диаметр плазмодесм — 500 Å, вместе с каллозным чехлом — 800 Å, длина, определяемая величиной утолщения оболочки, — около 1 мкм. Площадь утолщенных дисков разная, и соответственно этому число плазмодесм в отдельных группах варьирует (табл. II—IV). В зоне срединной пластинки многие плазмодесмы ветвятся; в результате этого в сторону паренхимных клеток обращено вдвое больше выходов плазмодесменных каналов, чем в сторону ситовидных элементов или клеток мезофилла (табл. IV). Внутри каналов в некоторых случаях можно предполагать существование центрального стержня ретикулярного происхождения. Полученные нами снимки не дают возможности судить об этом более определенно. Несомненно, что в паренхимных клетках элементы агра-

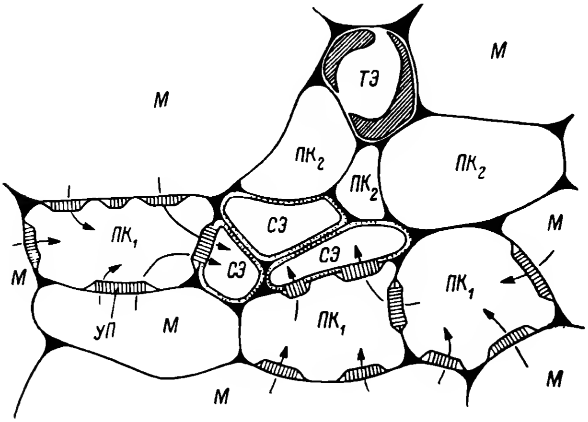


Рис. 1. Схема расположения клеток на поперечном срезе мелкой жилки листа *Fraxinus*, составленная на основе электронно-микроскопического снимка (табл. 1) с полным соблюдением клеточной топографии.

М — клетка мезофилла; *СЭ* — ситовидный элемент; *ТЭ* — трахеальный элемент; *ПК*$_1$ — паренхимная клетка флоэмы; *ПК*$_2$ — паренхимная клетка иного типа; *УП* — утолщения оболочки с плазмодесмами. *Стрелками* указано предполагаемое направление движения сахаров из ассимилирующих в проводящие элементы.

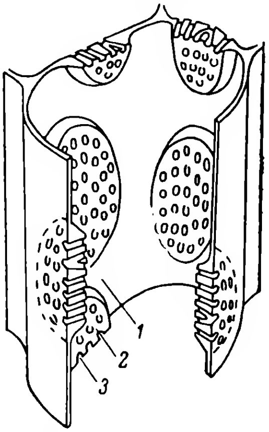


Рис. 2. Схема размещения плазмодесменных полей на стенках паренхимной клетки флоэмы мелкой жилки листа *Fraxinus*.

1 — клеточная оболочка; *2* — плазмодесменное поле; *3* — плазмодесма (число плазмодесм на каждом плазмодесменном поле на схеме уменьшено).

нулярного эндоплазматического ретикулюма в виде небольших цистерн имеют тенденцию располагаться по соседству с выходами плазмодесм (табл. III, *а*; IV), но проходят ли они сквозь плазмодесмы, в большинстве случаев неясно. В ситовидных элементах цистерны так называемого ситовидного эндоплазматического ретикулюма обычно тоже ассоциируются с групповыми выходами плазмодесм.

Поскольку структура участков оболочки, на которых располагаются группы плазмодесм, достаточно специфична, мы предлагаем ввести для обозначения таких участков специальный термин — плазмодесменное поле (по аналогии с ситовидным полем). Плазмодесменные поля встречаются на всех стенках оболочки паренхимных клеток: и на тех, которые обращены к клеткам мезофилла, и на обращенных к ситовидным элементам. Есть они и между соседними паренхимными клетками. О степени распространенности и характере размещения плазмодесменных полей можно судить по электронно-микроскопическому снимку общего вида поперечного среза жилки (табл. 1) и по схеме (рис. 1), на которую все плазмодесменные поля перенесены со снимка с соблюдением их мест и размеров. Судя по этой схеме, соотношение площадей плазмодесменных полей и промежутков между ними близко к единице. Общая площадь утолщенных участков оболочки (с плазмодесмами) обычно все-таки немного меньше общей площади неутолщенных участков (без плазмодесм). Плазмодесменные поля размещаются в целом довольно равномерно по поверхности клеточной оболочки (рис. 2), хотя их положение в значительной мере связано с топографией и типом соседних клеток.

Кроме явно флоэмных паренхимных клеток, в состав мелких жилок входит еще одна разновидность паренхимных клеток, которые группируются вокруг трахеальных элементов (табл. I, рис. 1). При беглом рассмотрении они как будто имеют сходство с первыми по размеру и плотности цитоплазматического содержимого, но при более тщательном анализе обнаруживается существенное отличие по многим цитоморфологическим показателям: цитоплазма беднее органеллами, число митохондрий значительно ниже, число диктиосом, наоборот, выше, меньше свободных рибосом, полностью отсутствуют плазмодесмы. По-видимому, это клетки иного структурного и функционального характера.

С точки зрения гипотез транспорта сахаров кажется достойной внимания еще одна структурная деталь: в отличие от ткани мезофилла, внутри мелких жилок полностью отсутствуют межклетники, все клетки плотно сомкнуты между собой (табл. I—III, рис. 1).

Обсуждение

Используя наши и литературные данные, можно попытаться подвести некоторые итоги изучения структуры паренхимных клеток флоэмы. Все исследованные объекты дали одинаковую картину цитоплазматической организации этих клеток. Основное впечатление, возникающее при их электронно-микроскопическом наблюдении: богатство органеллами, соответствующее высокой метаболической активности протопласта. Это отмечается всеми исследователями. Согласно Ганнингу с сотрудниками (Gunning и др., 1968), это клетки с самым плотным, насыщенным органеллами протопластом среди всех клеток листа. Высокая метаболическая активность, несомненно, необходимое условие для выполнения клетками функции поглощения ассимилятов из окружающего пространства. Исключительное богатство митохондриями в связи с ролью этих органелл в образовании АТФ следует тоже рассматривать как фактор, обеспечивающий абсорбционную способность паренхимных клеток. Прямым доказательством того, что такой процесс действительно имеет место, являются авторадиографические данные о накоплении меченых ассимилятов в цитоплазме этих клеток и последующем перемещении их в ситовидные элементы мелких жилок. Таким образом, «передаточная» роль паренхимных клеток как будто бы очевидна по материалам всех исследований. Остается неясным только вопрос о пути транспорта ассимилятов, который сводится к тому, где их передвижение происходит апопластически, а где — симпластически. Структурные данные дают широкий простор для размышлений на эту тему. Наблюдаемые у разных растений варианты контактных структур в цепи: клетка мезофилла—паренхимная клетка—ситовидный элемент схематически представлены на рис. 3.

У *Pisum arvense* L. (рис. 3, *а*), как и у большинства представителей сем. *Leguminosae*, по данным Ганнинга с соавторами (Gunning и др., 1968), паренхимные клетки имеют явно выраженные протуберанцы оболочки, которые относительно равномерно распределены по всей ее поверхности, независимо от того, к какой клетке обращен тот или иной ее участок. Они расположены и на той стороне, которая обращена к ситовидному элементу. Плазмодесмы в этих клетках — достаточно редкое явление. Данный тип структурной организации оболочки рассматривается как приспособление, обеспечивающее поглощение сахаров из «свободного пространства» в цитоплазму паренхимных клеток. В цитоплазме клеток сахара повергаются определенным превращениям и передаются в ситовидные элементы. Для этого они должны опять выйти в «свободное пространство». Такой механизм не очень понятен, поскольку продукты фотосинтеза легко могут поступать в ситовидные элементы и минуя цитоплазму паренхимных клеток, где по предварительным данным должны происходить важные преобразования сахаров (Geiger a. Cataldo, 1969; Gilder a. Cronshaw, 1973). Никакого барьера, препятствующего свободному их движению по оболочкам в направлении градиента концентрации, в данном случае нет. Вызывает также некоторое недоумение одинаковая структура оболочки паренхимной клетки на стенках, прилегающих к клеткам мезофилла и к ситовидному элементу. Известно, что образование сходных по структуре протуберанцев оболочки может быть связано не только с интенсивным поглощением веществ клеткой, но и с обратным процессом — секрецией (Pate a. Gunning, 1972). Но эти сведения не относятся к тому случаю, когда предполагается, что оба процесса протекают в пределах одной клетки.

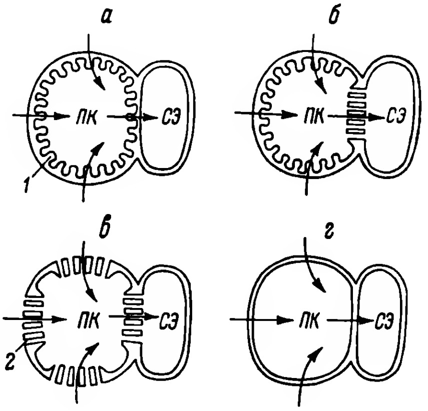


Рис. 3. Варианты структуры оболочки паренхимных клеток флоэмы мелких жилок листа.

а — *Pisum arvense* L.; *б* — *Lupinus*; *в* — *Fraxinus*; *г* — *Beta vulgaris* L. *ПК* — паренхимная клетка; *СЭ* — ситовидный элемент. *1* — протуберанец оболочки; *2* — плазмодесменное поле. *Стрелками* указано предполагаемое направление движения сахаров.

У представителей рода *Lupinus* того же семейства *Leguminosae* (Gunning и др., 1968) структура оболочки паренхимных клеток несколько иная (рис. 3, *б*). Протуберанцы здесь тоже присутствуют, но не повсеместно. Их нет на той стенке, которая обращена к ситовидному элементу. На этой стенке располагаются группы плазмодесм, подобные тем, которые описаны нами. Количество плазмодесм в группах, правда, не столь велико, как у *Fraxinus*, и утолщение оболочки на участках их локализации выражено в меньшей степени; но тем не менее это явно выраженные плазмодесменные поля. Интерпретация этого структурного варианта не составляет труда. Транспорт сахаров до паренхимных клеток идет по апопласту, далее, начиная с поступления в цитоплазму клеток и кончая выделением в полость ситовидного элемента, — по симпласту.

Третий вариант (рис. 3, *в*) — тот, который мы наблюдали у *Fraxinus* (сем. *Oleaceae*). Паренхимные клетки не имеют специальных структурных приспособлений для поглощения веществ из апопласта — протуберанцев оболочки. Плазмодесменные поля, наоборот, исключительно развиты;

часть их обращена к клеткам мезофилла, а другая часть — к ситовидным элементам. Такой тип контанктных структур заставляет предполагать симпластический транспорт сахаров на всем пути от мест синтеза до ситовидных элементов.

И, наконец, как четвертый вариант (рис. 3, *г*) можно выделить структурную организацию данного комплекса клеток у *Beta vulgaris* L. (сем. *Chenopodiaceae*) (Esau, 1967, 1972; Geiger a. Cataldo, 1969; Trip a. Colvin, 1970). По свидетельству перечисленных авторов у этого вида протуберанцы оболочки вообще отсутствуют, а плазмодесмы малочисленны и в основном размещены на той стенке оболочки, которая обращена к ситовидному элементу. Таким образом, в явно выраженной форме здесь нет специализированных приспособлений ни для апопластического, ни для симпластического транспорта. Тем не менее передача синтезируемых сахаров из клеток мезофилла в ситовидные элементы обеспечивается и в этом случае.

По-видимому, предстоит провести еще немало исследований, чтобы понять значение таких кардинальных различий в структуре оболочки паренхимных клеток флоэмы у разных видов растений. Во-первых, пока слишком мало известно о процессах, протекающих внутри и на границах паренхимных клеток. Во-вторых, информация по исследованным растениям не является исчерпывающей, так как не всегда наблюдения велись с целью выявить именно эти контактные структуры (протуберанцы или плазмодесмы). И, в-третьих, обследовано все-таки сравнительно небольшое число растений. Возможно, в ходе дальнейших наблюдений удастся установить принципиальное единство структурной организации этих клеток на какой-то новой функциональной основе.

Если же попытаться сейчас найти общее, достаточно условное решение этой проблемы, то, видимо, за основу логичнее всего принять вариант структуры, наблюдаемый у *Lupinus* (рис. 3, *б*), поскольку он пока наиболее понятен с точки зрения данных физиологических и биохимических исследований. Результаты этих работ свидетельствуют о том, что сахара, синтезируемые клетками мезофилла, выделяются в «свободное пространство» и оттуда активно поглощаются протопластами паренхимных клеток. Таким образом, протуберанцы оболочки кажутся вполне уместными на стенках, обращенных к клеткам мезофилла. В том случае, когда их нет (рис. 3, *г*), поглощение веществ из апопласта все равно возможно, хотя оно должно идти с гораздо меньшей интенсивностью. Далее сахара преобразуются внутри паренхимных клеток и перемещаются в ситовидные элементы симпластически. Необходимые для осуществления такого транспорта плазмодесмы на клеточных стенках, общих с ситовидными элементами, найдены у многих растений; некоторое различие существует лишь в степени развития и в структурном оформлении плазмодесменных связей. Так что и в этом отношении можно было бы считать в какой-то мере достигнутым согласование морфологических, физиологических и биохимических данных.

Надо заметить, что варианты структуры, наблюдаемые у *Pisum*, *Lupinus* и *Beta* (рис. 3, *а*, *б*, *г*), легче объединить на вышеприведенной функциональной основе, допустив, что при большем числе наблюдений разница в структуре могла бы быть сведена только к количественным вариациям (большее или меньшее развитие протуберанцев и плазмодесм). Не исключено, что при этом удалось бы более убедительно показать приуроченность протуберанцев к стенкам оболочки, обращенным к клеткам мезофилла, а плазмодесм — к стенкам, обращенным к ситовидным элементам. В этом случае было бы установлено соответствие структуры и функции с точки зрения гипотезы, согласно которой ближний транспорт сахаров в листе включает два этапа: апопластический транспорт (до поглощения сахаров паренхимными клетками) и симпластический транспорт (после их поглощения паренхимным клетками). Структуру же, наблюдаемую в паренхимных клетках *Fraxinus* (рис. 3, *в*), значительно сложнее, на наш взгляд, объяснить применительно к концепции апопластического транспорта сахаров на первом его этапе. При наличии плазмодесменных полей на всех стенках оболочки паренхимных клеток логичнее представить движение сахаров целиком по симпласту от мест синтеза до ситовидных элементов мелких жилок.

ЛИТЕРАТУРА

Курсанов А. Л. (1969). Свободное пространство и транспорт метаболитов в паренхимных тканях. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 86—100. — Курсанов А. Л. (1973). Транспорт метаболитов и физиология целого растения. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 461—480. — Курсанов А. Л. и М. И. Бровченко. (1969). Свободное пространство как промежуточная зона между фотосинтезирующими и проводящими клетками листовой пластинки. Физиол. раст., 16, 6 : 965—971. — Курсанов А. Л. и М. И. Бровченко. (1971). Уровень ассимилятов в СП листовой пластинки при различных условиях оттока. Физиол. раст., 18, 6 : 1158—1164. — Campbell R. (1972). Electron microscopy of the development of needles of *Pinus nigra* var. *maritima*. Ann. Bot., 36 : 711—720. — Esau K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. Proc. Amer. Phil. Soc., 111, 4 : 219—233. — Esau K. (1972). Cytology of sieve elements in minor veins of sugar beet leaves. New Phytol.; 71 : 161—168. — Esau K. a. L. L. Hoefert. (1971). Composition and fine structure of minor veins in *Tetragonia* leaf. Protoplasma, 72 : 237—253. — Fischer A. (1885). Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter. Sach. Akad. Wiss. Ber., 37 : 245—290. — Geiger D. R. a. D. A. Cataldo. (1969). Leaf structure and translocation in sugar beet. Plant Physiol., 44, 1 : 45—54. — Gilder J. a. J. Cronshaw. (1973). Adenosine triphosphatase in the phloem of *Cucurbita*. Planta, 110 : 189—204. — Gunning B. E. S., J. S. Pate a. L. J. Briarty. (1968). Specialized «transfer cells» in minor veins of leaves and their possible significance in phloem translocation. J. Cell Biol., 37 : C_7—C_{12}. — Nakata S. a. A. C. Leopold. (1967). Autoradiographic study of translocation in bean leaves. Amer. J. Bot., 54, 6 : 163—175. — Pate J. S. a. B. E. S. Gunning. (1972). Transfer cells. Ann. Rev. Plant Physiol., 23 : 173—196. — Shin C. J. a. H. B. Currier. (1969). Fine structure of phloem cells in relation to translocation in the cotton seedling. Amer. J. Bot., 56, 4 : 464—472. — Trip P. (1969). Sugar transport in conducting elements of sugar beet leaves. Plant Physiol., 44, 5 : 717—725. — Trip P. a. J. R. Colvin. (1970). Sieve elements of minor veins; the leaves of *Beta vulgaris* L. Ann. Bot., 34, 138 : 1101—1105.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 27 X 1973.

SUMMARY

Special structures — the plasmodesm fields, each containing 50—100 separate plasmodesms have been found in the cell wall of parenchyma cells of the phloem of minor leaf veins in two species of *Fraxinus*. The plasmodesms are situated on the thickenings of the cell walls. The plasmodesm fields are met on walls, common with the mesophill cells and with the sieve elements as well. The degree of development of cytoplasmic contacts in the chain: mesophill cells — parenchyma cells of the phloem — sieve elements suggests the symplastic sugar transport all through the way from the place of its synthesis to the sieve elements of minor veins. The data for *Fraxinus* are compared with the data for other plant species. The existing theories of sugar translocation from the leaf are discussed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018).0001.2 : 778.19 : 621.385.833.2 : 582.26

Н. И. Караева и А. Я. Шевченко

К МЕТОДИКЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В СКАНИРУЮЩЕМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ

N. I. KARAYEVA AND A. YA. SHEVCHENKO. ON THE METHODS OF DIATOM ALGAE INVESTIGATION IN SCANNING ELECTRON MICROSCOPE

В статье приводятся данные о преимуществах, которые дает при исследовании диатомовых водорослей сканирующий электронный микроскоп по сравнению со световым и электронным просвечивающего типа. Описывается методика подготовки и напыления панцирей диатомей для исследования в указанном микроскопе. Оригинальные микрофотографии каспийских бентосных диатомовых водорослей выполнены на японском сканирующем микроскопе.

В последние десятилетия значительно улучшилось качество оптических линз и объективов светового микроскопа (СМ), но все же некоторые свойственные им недостатки сдерживали развитие исследований в тех областях биологии, где объектом изучения являются микроскопические организмы. К этим недостаткам следует отнести небольшую глубину резкости, недостаточно большое увеличение и низкую разрешающую способность. Именно эти факторы ограничивали и изучение диатомовых водорослей.

Значительный шаг вперед в исследовании микроскопических объектов был достигнут, когда стало возможным применение трансмиссионного (просвечивающего) электронного микроскопа (ТЭМ), разрешающая способность которого в 100—200 раз больше, чем у СМ. Для диатомовых водорослей с помощью ТЭМ была получена обширная информация о тонкой структуре их панциря и о видах с мелкими и тонкими створками, которые при светооптических исследованиях казались бесструктурными. Однако и здесь имелся ряд недостатков. Самый главный из них заключался в том, что ограниченная глубина резкости ТЭМ не давала возможности полностью показать пространственную картину расположения деталей структуры объекта, и таким образом нельзя было реконструировать объемные формы и рельеф створки по получаемым микрофотографиям, где изображение всех слоев ее накладывалось друг на друга. Кроме того, использование этого микроскопа почти не расширило информацию о шве, его узелках и выростах створки диатомей. Технически трудно было получать сведения о внутренней поверхности створки, структура которой обычно в той или иной степени отлична от наружной, как это доказал, например, с помощью угольных реплик Драм (Drum, 1969) для родов *Cymbella* Ag. и *Gomphonema* Ag. Трудность изготовления угольных реплик со створок диатомей связана со сложностью рельефа, наличием выростов и т. д. Между тем иметь сведения о внутренней поверхности створок очень важно, так как это дает возможность реконструкции панциря в целом.

В 1966 г., после того как за рубежом было налажено серийное производство сканирующих электронных микроскопов (СЭМ), была разрешена проблема глубины резкости, которая при исследовании объектов с неровной поверхностью имеет очень большое значение. В то же время этот прибор имел довольно высокую разрешающую способность. Мы не считаем необходимым приводить описание конструкции и принципа действия СЭМ, так как эти вопросы освещены в специальной литературе, а в советской ботанической литературе — в статье Н. С. Снегиревской (1971); отметим только некоторые его особенности, весьма важные для изучения диатомей. СЭМ можно рассматривать как чрезвычайно ценный инструмент для их исследования, имеющий феноменальную глубину резкости, которая приблизительно в 500 раз больше, чем у СМ (при увеличении в 500 раз). Широкий диапазон увеличений (от 15 до 50 000) позволяет не только рассматривать диатомеи при больших увеличениях, но и дает картину последовательного изменения увеличений, а отсутствие разрыва в порядке увеличений СМ и СЭМ облегчает сопоставление данных, полученных с помощью этих двух приборов.

Высокая разрешающая способность СЭМ (приблизительно в 10 раз больше, чем у светового микроскопа) позволяет с большей точностью исследовать особенности структуры диатомей, важные для их классификации. С помощью СЭМ легко получить информацию о форме и рельефе поверхности створки снаружи и изнутри. При исследовании образца в СЭМ имеется возможность не только передвигать столик с образцом, но и вращать его под разными углами вокруг оси, перпендикулярной электронному лучу, и вокруг его собственной оси, что позволяет менять проекцию створки и видеть ее выросты. Трудно переоценить возможность получения с помощью СЭМ стереоскопического изображения панцирей диатомей, дающего представление о пространственной картине расположения деталей структуры.

В результате применения СЭМ за рубежом в последние пять лет опубликовано много статей, в которых содержатся ранее неизвестные сведения о рельефе, структуре и выростах створки диатомей. Следует отметить, что подавляющее большинство сведений касается планктонных центрических диатомей (Wornardt, 1969, 1970, а, б, 1971, 1972; Florin, 1970; Ross a. Sims, 1970, 1971, 1972, и др.). Более того, данные, полученные о центрических диатомеях с помощью СЭМ, вызвали необходимость в новой терминологии, которая и была предложена Россом и Симс (Ross a. Sims, 1972) на английском и латинском языках.

Бентосные диатомеи в СЭМ почти не изучались. Единичные публикации их микрофотографий имеются в статьях, посвященных планктонным диатомеям (в основном ископаемым). В настоящее время можно насчитать не более двух десятков видов пеннатных диатомей, исследованных с помощью СЭМ (Miller, 1969; Wornardt, 1970 а, б, 1972; Ehrlich, 1973, и др.).

Почти для каждого впервые исследованного с помощью СЭМ вида диатомовых водорослей обнаруживаются новые данные о рельефе створки и об ее структурных элементах, или ранее неизвестные детали, имеющие важное таксономическое значение. Поэтому изучение бентосных диатомей в этом плане представляло для нас определенный интерес. Однако, поставив своей целью подобное исследование, мы столкнулись с фактом отсутствия в зарубежной литературе сколько-нибудь подробных сведений о методике подготовки диатомовых водорослей для исследования в СЭМ. Имеются только указания на необходимость напыления металлом для создания на поверхности панцирей электропроводного слоя и, следовательно, получения контрастного изображения. Большинство авторов ограничивается указанием, что напыление производится золотом или его сплавом с палладием. Работа Миллер (Miller, 1969), содержащая некоторые сведения о методике напыления, также не является удовлетворительной в этом смысле. В советской литературе сведения о методике отсутствуют, так как до сего времени диатомовые водоросли с помощью СЭМ в СССР не исследовались.

Авторами настоящей статьи исследовались с помощью СЭМ бентосные диатомеи Каспийского моря. Работа проводилась в Институте ботаники АН Азербайджанской ССР и в Институте океанологии АН СССР на сканирующем электронном микроскопе японской фирмы «JEOL» марки JSM-U3 с гарантированной разрешающей способностью 100 Å.

Для подготовки панцирей к исследованию в СЭМ нами применялась следующая методика.

На квадратик предварительно обезжиренной ацетоном медной фольги размером 8×8 мм наносится капля суспензии — очищенных общепринятым способом панцирей диатомей в дистиллированной воде. Капля медленно подсушивается. Суспензия створок в спирте менее предпочтительна; хотя она и быстрее высыхает, но створки при этом распределяются неравномерно. Затем фольга с нанесенным образцом приклеивается с помощью вакуумного электропроводного клея к стандартному просмотровому столику СЭМ и подсушивается. После высыхания клея столик с образцом переносится в напылитель и закрепляется там. Использовался напылитель JEE-4B/4C — японская модель фирмы «JEOL» с приставкой для наклона и вращения столиков с образцами. Одновременно в напылитель можно поместить 5 столиков с образцами. До начала напыления они прикрываются специальным козырьком. Затем в напылителе достигается вакуум 10^{-5} атм. Первоначально производится напыление углем в течение 1.5—2 минут для лучшего оттенения глубоких частей рельефа исследуемых створок. Затем угольные электроды удаляются и заменяются специальной корзиночкой, в которую помещается золото высокой пробы в количестве 0.02 мг. Вновь создается вакуум и производится напыление золотом в течение 2.5 минут. Одновременно с образцами в напылитель помещается контрольный кусочек белой тонкой бумаги для проверки толщины напыленного слоя по цвету. В процессе напыления, независимо от напыляемого вещества, образцы непрерывно вращаются и наклоняются под разными углами по отношению к источнику напыления.

Таким образом, достигается равномерное напыление всех створок в образце и создается электропроводный слой на их поверхности. После напыления столики с образцами поочередно помещают в СЭМ для исследования. Наиболее благоприятен для исследования наклон столика, равный 45°. Однако при изучении различных видов диатомей наклон можно варьировать в зависимости от формы створки, особенностей ее структуры и выростов. Фотографирование диатомей производилось на отечественной пленке (ГОСТ-65, размер 6×6 см, размер кадров 5×5 см).

Настоящая публикация представляет наш первый опыт разработки в СССР методики напыления диатомовых водорослей и последующего исследования их в СЭМ. Полученные результаты представлены на микрофотографиях (табл. I—IV, см. вклейки). Для сравнения на табл. II помещена микрофотография одного из исследованных видов, сделанная параллельно с помощью трансмиссионного электронного микроскопа японского производства JEM-7 фирмы «JEOL»; она демонстрирует указанную разницу между этими двумя микроскопами (табл. II, *1*, *2*).

С помощью описанной методики напыления и последующего исследования в СЭМ диатомовых водорослей бентоса Каспийского моря нам удалось выявить ряд новых, ранее неизвестных деталей их строения. Так, например, уточнено, что септы в роде *Mastogloia* Thw. открываются наружу несколькими отверстиями, которые хорошо видны со стороны пояска (табл. I, *1*). Интерес представляет также выявленный с помощью СЭМ ряд мелких шипиков, расположенных по краю створки *Caloneis savitschii* Kar. (табл. III, *2*). Следует отметить, что продольная полоса, пересекающая штрихи у края створки, характерная для рода *Caloneis* Cl., при исследовании с помощью СЭМ оказалось выпуклой.

Полученные данные требуют детального разбора, так как каждая микрофотография диатомеи, сделанная с помощью СЭМ, — это объект, нуждающийся в тщательном изучении и сравнении. Более того, зачастую мы убеждаемся, что использование этого микроскопа не только позволяет выяснить целый ряд вопросов общей организации панциря диатомей, но и ставит перед диатомистами ряд новых вопросов; их разрешение, возможно, приблизит нас к выяснению функционального значения формы и отдельных элементов структуры панциря. Поэтому подробно результаты исследования диатомовых водорослей бентоса Каспийского моря будут рассмотрены нами в последующих публикациях систематического характера.

Пользуемся случаем выразить глубокую благодарность руководителю аналитической лаборатории М. П. Нестеровой и А. П. Жузе (Институт океанологии АН СССР) за поддержку в проведении настоящих исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Снигиревская Н. С. (1971). Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. Бот. ж., 56, 4. — Шиммель Г. (1972). Методика электронной микроскопии. — Drum R. W. (1969). Electron microscope observations of diatoms. Osterr. bot. Z., 116, 1—5. — Ehrlich A. (1973). Quaternary diatoms of the Hula basin (Northern Israel). Geol. Survey Israel. Bull., 58, 8. — Florin M. B. (1970). The fine structure of some pelagic freshwater diatom species under scanning electron microscope. I. Svensk. bot. Tidskr., 64, 1. — Miller U. (1969). Fossil diatoms under the scanning electron microscope. A preliminary report. Svering. geol. Unders., ser. C, 642. — Ross R. a. P. A. Sims. (1970). Studies of *Aulacodiscus* with the scanning electron microscope. Beih. Nova Hedwigia, 31. — Ross R. a. P. A. Sims. (1971). Generic limits in the *Biddulphiaceae* as indicated by the scanning electron microscope. In Scanning electron microscopy: systematic and evolutionary applications (Heywood, V. H., editor). — Ross R. a. P. A. Sims. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Brit. phycol. J., 7. — Wornardt W. W. (1969). Breakthrough in phytoplancton research — the scanning electron microscope (abstr.). Intern. Bot. Congr. Abstr., 11-th, Seattle, Wash. — Wornardt W. W. (1970a). Diatom research and the scanning electron microscope. Beih. Nova Hedwigia, 31. — Wornard W. W. (1970б). Miocene marine diatoms and silicoflagellates from Newport Lagoon, Newport Beach, California. Geologic guide book. — Wornardt W. W. (1971). Eocene, miocene and pliocene marine diatoms and silicoflagellates studies with the scanning electron microscope. Proc. Planktonic Conference, Roma, 1970. — Wornardt W. W. (1972). Stratigraphic distribution of diatom genera in marine sediments in western North America. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 12.

Институт ботаники
Академии наук Азербайджанской ССР,
Баку
и
Институт океанологии
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 30 VII 1973.

СООБЩЕНИЯ

УДК 541.126 : 523.8 : 577.95 : 581.526.426.2

Н. В. Ловелиус

К ВОЗМОЖНОСТИ ОЦЕНКИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ВЗРЫВОВ СВЕРХНОВЫХ ЗВЕЗД НА ПРИРОСТ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД[1]

N. V. LOVELIUS. ON THE POSSIBILITY OF EVALUATING THE EFFECT OF THE SUPER-NEW STARS'EXPLOSIONS ON THE ACCRETION OF ARBOREAL SPECIES

Б. П. Константинов и Г. Е. Кочаров в своих программных работах (1965, 1967) поставили проблему «Радиоуглерод и астрофизические явления». Ими были рассмотрены пути и способы оценки хода естественной радиоактивности на Земле за исторический период.

Особый интерес в этой связи представляют, по их мнению, взрывы сверхновых звезд в нашей галактике, приводящие к значительным выбросам энергии, способной вызывать существенные сдвиги в атмосфере и биосфере нашей планеты, в частности изменение содержания изотопа C^{14}. За последнее тысячелетие известно 4 взрыва сверхновых звезд.[2] «Сверхновая в Крабовидной туманности — 1054 г., сверхновая Тихо Браге — 1572 г., сверхновая Кеплера — 1604 г., сверхновая Кассиопея А — около 1700 г.»; данные о них «свидетельствуют о том что, полная энергия генерированных звездой релятивистских электронов может достигать величин 10^{48}—10^{49} эрг на вспышку» (стр. 13). Совершенно очевидно, что нужны земные объекты, хранящие следы былых катастроф в галактике, дающие возможность оценить масштаб их воздействия на геосферу и, в частности, на биосферу. Именно по этой причине при постановке проблемы, сформулированной выше, ставится, в частности, задача изучения годичных колец деревьев. Такие исследования важны не только для точных датировок, «но и потому, что эта область науки представляет большой самостоятельный интерес» (стр. 19).

При изучении колебаний концентрации C^{14} в атмосфере Земли основное внимание было обращено на древесные растения, как на «резервуары», способные в годичных кольцах «законсервировать» состав изотопов в годы их образования.

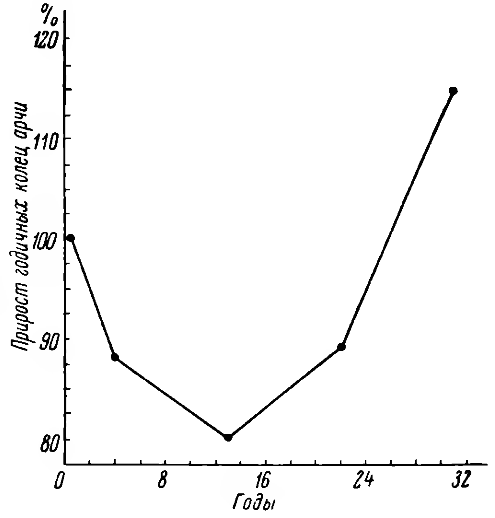
В последние годы советскими исследователями накоплены многочисленные данные о приросте деревьев по годичным кольцам, но среди имеющихся материалов лишь немногие охватывают периоды более 200 лет. Самым продолжительным является ряд годичных колец, полученный мною на модели лиственницы даурской с низовий Индигирки, равный 515 годам. Лишь в самое последнее время мною проанализированы образцы древесины *Juniperus turkestanica*, полученные от А. В. Шнитникова и Е. В. Максимова, специалистов по изучению ритмичности природных процессов и явлений. На этих образцах получены данные ряды годичных колец, охватывающие 394, 527 и 807 лет. К сожалению, два первых ряда не имеют точной привязки к годам жизни деревьев, так как образцы арчи туркестанской взяты Шнитниковым в Джунгарии на высоте 2370 м над ур. м. с сухих деревьев. 807-летний ряд годичных колец в настоящее время является самым продолжительным из известных по публикациям в СССР. Он получен автором по спилу арчи древовидной, который был сделан Е. В. Максимовым на живом экземпляре на верхнем пределе распространения этого вида — на высоте 3500 м над ур. м. Это позволяет предположить, что данному экземпляру была свойственна наибольшая чувствительность к изменениям природной обстановки (Максимов, Гребенюк, 1972). Начало жизни этого экземпляра арчи относится ко второму веку нашего тысячелетия (1163 год). Следовательно, при его жизни произошло 3 взрыва сверхновых звезд, что должно было отразиться на ходе его роста, если воздействия этих взрывов на биосферу Земли были действительно значительными.

---

[1] Результаты этого исследования были доложены в Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института АН СССР 1 марта 1972 г.

[2] Здесь и далее цитировано по работе Б. П. Константинова и Г. Е. Кочарова «Астрофизические явления и радиоуглерод».

Для оценки воздействия взрывов сверхновых звезд на прирост данного дерева нами использован метод наложенных эпох, широко применяемый в географических исследованиях. Основной принцип его заключается в том, что анализ временных рядов проводится относительно аномалий рассматриваемого явления. В данном случае мы рассматриваем ряд годичных колец относительно дат взрывов сверхновых звезд. В осреднение включены приросты относительно трех взрывов — 1572, 1604 и 1700 годов, принятых за нулевые годы; приросты относительно дат этих катастроф в галактике рассмотрены за 40 лет. За норму принимался средний прирост за 5 лет, предшествовавших взрывам; приросты в годы после взрывов рассчитывались как отклонения от этой нормы в процентах. Чтобы полученный ряд годичных колец могли использовать другие специалисты в различных реконструкциях, а также для того чтобы дать представление о величинах прироста арчи в условиях высокогорий, первичные измерения приведены в таблице (в долях миллиметра).



Распределение прироста арчи *Juniperus turkestanica* после взрывов сверхновых звезд (по средним данным о трех взрывах с использованием метода наложенных эпох).

Данные об ежегодных приростах показали тенденцию к резкому падению темпов роста дерева после взрывов, компенсация угнетения от взрывов наступает только через 30 лет. На рисунке приведен ход изменения приростов за анализируемый период. Наиболее сильное угнетение проявляется лишь на 15—16-й год после взрыва и затем начинается постепенное увеличение темпов роста, как бы компенсирующее последействие взрывов. Попытки проникнуть в механизм этого явления на уровне физиологических процессов пока безуспешны, но уже само указание на наличие чувствительности биологических объектов Земли к взрывам сверхновых звезд в галактике является основанием для дальнейших углубленных исследований в этом направлении. Сказанное особенно важно в настоящий период, когда на Земле еще не снята полностью опасность термоядерных взрывов, связанных с огромными выделениями тепло-

Величины годичных колец *Juniperus turkestanica* на верхней границе леса на Зеравшанском хребте (в мм)

Годы	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1970	0.30									
1960	0.35	0.40	0.45	0.48	0.53	0.28	0.48	0.38	0.48	0.63
1950	58	60	65	48	48	60	60	53	63	40
1940	50	38	50	53	58	55	45	48	50	60
1930	43	55	68	63	60	68	60	43	58	43
1920	35	23	45	33	38	38	35	25	33	40
1910	33	40	33	50	40	48	48	55	15	15
1900	50	58	48	50	58	60	58	40	35	55
1890	45	50	48	45	38	48	43	55	45	53
1880	28	38	33	53	35	35	45	50	43	60
1870	23	20	23	25	23	35	38	33	35	38
1860	28	35	38	30	18	30	23	25	10	10
1850	18	20	15	23	20	23	20	23	23	30
1840	25	25	25	10	20	13	20	23	18	25
1830	23	18	18	18	25	20	13	10	08	20
1820	23	28	23	25	30	30	30	23	18	18
1810	43	38	43	50	35	30	33	25	30	28
1800	48	60	60	48	38	40	48	13	33	38
1790	35	53	43	35	35	38	63	50	48	55
1780	28	35	50	38	45	43	40	53	45	43
1770	25	40	38	33	30	45	43	43	35	48
1760	33	30	25	30	28	45	38	30	23	30
1750	43	45	50	38	45	38	43	50	53	33
1740	60	45	43	53	43	48	48	13	33	33
1730	75	65	53	55	83	73	45	53	48	43
1720	45	35	40	53	55	65	60	60	73	70
1710	25	23	35	28	38	28	20	25	38	33
1700	33	23	10	23	13	18	23	18	35	13
1690	35	50	40	48	45	40	45	38	40	30
1680	33	20	38	28	35	23	30	33	35	33
1670	43	23	35	33	18	23	30	23	38	35
1660	40	38	48	55	33	40	55	45	45	48
1650	50	55	45	33	35	38	30	43	33	35
1640	53	65	55	48	30	58	58	25	35	48
1630	38	45	48	50	55	33	38	33	63	58
1620	43	33	33	40	53	38	55	48	33	20
1610	35	43	40	43	50	43	35	63	50	45
1600	38	48	55	50	38	23	50	35	45	45
1590	25	35	33	18	30	50	33	48	40	45
1580	60	35	43	33	45	45	38	50	18	35
1570	55	55	58	53	63	60	68	53	50	63
1560	38	35	38	45	38	45	33	40	53	50
1550	38	25	33	28	25	40	33	40	38	38
1540	48	43	35	30	43	35	30	33	33	35
1530	45	55	55	38	53	45	43	50	43	43
1520	30	50	55	35	43	43	68	55	55	38
1510	38	50	65	53	48	58	40	60	35	50
1500	45	55	38	48	48	53	30	40	48	45
1490	38	33	45	38	60	70	65	70	58	38
1480	35	40	43	33	35	23	35	38	25	40
1470	38	33	38	35	40	48	40	25	35	33
1460	33	40	25	23	23	28	10	18	30	18
1450	43	48	43	35	38	50	33	40	35	30
1440	28	38	23	38	38	28	30	35	43	55
1430	35	30	30	23	23	30	40	38	25	25
1420	30	30	33	30	33	34	30	25	30	25
1410	23	25	35	38	35	25	40	30	25	30
1400	50	50	45	40	38	50	33	50	48	45
1390	45	38	25	25	30	38	25	28	43	55
1380	53	43	45	53	48	50	58	48	40	23
1370	45	40	48	65	55	50	55	85	50	73
1360	35	20	33	45	48	50	33	45	40	48
1350	60	48	45	50	55	58	60	25	10	30
1340	68	63	65	45	58	50	45	53	68	58
1330	53	45	38	48	58	50	50	60	63	55

Годы	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1320	38	38	50	53	48	70	55	40	45	55
1310	65	70	58	55	48	55	48	40	35	50
1300	45	25	35	45	38	38	45	50	60	48
1290	50	23	38	25	45	50	45	53	55	38
1280	33	35	33	25	45	43	43	45	45	48
1270	30	33	25	20	43	48	58	53	43	45
1260	45	40	38	40	35	30	35	30	35	28
1250	48	30	38	38	28	30	40	35	48	48
1240	25	23	30	38	35	23	25	18	20	28
1230	43	58	30	18	20	15	15	15	25	23
1220	18	13	25	23	23	20	30	25	25	48
1210	48	38	30	20	23	25	25	25	35	28
1200	20	23	20	18	15	35	38	28	20	35
1190	23	48	23	25	18	23	28	23	18	10
1180	13	23	13	10	10	25	18	13	10	30
1170	13	20	20	18	30	18	15	23	23	25
1160				13	05	05	08	10	13	15

вой энергии, способной подавлять жизненные процессы на больших пространствах, не считая губительного для всего живого действия продуктов радиоактивного распада.

Как показали многочисленные исследования отечественных и зарубежных специалистов по дендроиндикации природных процессов, использование информации по годичным кольцам деревьев может быть надежным ключом в разработке проблем солнечно-земных связей. Эта информация может применяться также для долгосрочных прогнозов биологической продуктивности естестенных фитоценозов.

Пользуюсь случаем выразить глубокую благодарность А. В. Шнитникову и Е. В. Максимову за уникальные образцы древесины, а В. Н. Адаменко, Б. А. Тихомирову, Г. Е. Кочарову, В. А. Алексееву — за ценные замечания при подготовке настоящего сообщения.

ЛИТЕРАТУРА

Горбатский В. Г. (1972). Космические взрывы. — Константинов Б. П., Г. Е. Кочаров. (1965). Астрофизические явления и радиоуглерод. ДАН СССР, 165, 1. — Константинов Б. П., Г. Е. Кочаров. (1967). Астрофизические явления и радиоуглерод. — Ловелиус Н. В. (1972). К методике дендроиндикационных исследований. В сб.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. — Ловелиус Н. В. (1973). Ритмическая изменчивость прироста деревьев. Доклады на ежегодных чтениях памяти Л. С. Берга XV—XIX, 1967—1971. Ритмичность природных явлений. — Ловелиус Н. В., Б. Н. Норин, А. В. Кнорре. (1972). Ритмические колебания прироста стволовой древесины лиственницы даурской на северном пределе распространения (Ары-Мас, Таймыр, 72° 30′ с. ш.). Изв. ВГО, 104, 5. — Максимов Е. В., А. К. Гребенюк. (1972). Изменчивость природной обстановки высокогорной зоны Зеравшанского хребта за последние 800 лет. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 18 I 1973.

УДК 51 : 001.8 : 58.02 : 581.5 : 581.11 : 581.526.45

Л. Н. Алексеенко

ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ВОДЫ В ЛИСТЬЯХ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ

L. N. ALEKSEENKO. DISPERSION ANALYSIS OF THE INFLUENCE OF ECOLOGICAL CONDITIONS ON THE VARIABILITY OF WATER CONTENTS IN LEAVES OF MEADOW PLANTS

Для оценки степени влияния экологических условий на содержание воды в листьях луговых растений использован дисперсионный анализ. В однофакторном комплексе оценено влияние влажности почвы (3—4 градации) на результативный признак; в двухфакторном — влажности почвы и фазы вегетации растений (4—6 сроков) и в трехфакторном дополнительно учтено влияние погодных условий разных лет (2 градации).

На конкретных примерах показано влияние каждого из перечисленных условий на варьирование содержания воды в листьях и сделан вывод о возможности оценить через величину «фона» дисперсионного комплекса влияние биологических особенностей самих растений на вариабельность влажности их листьев.

Содержание воды в ассимиляционных органах растений является одним из важных показателей их водного режима, а в сочетании с другими параметрами, характеризующими водообмен, помогает выявить особенности водного режима разных видов в различных экологических условиях.

Исследования по водному режиму луговых растений проводились нами на протяжении ряда лет в Ленинградской области на 5 постоянных участках. Опытные участки были заложены в следующих ассоциациях: I. Trifolietum phleumoso-geraniosum — расположена в нижней части очень пологого склона, увлажняемого только атмосферными осадками (самый сухой из 5 экспериментальных участков); II. Mixtoherbetum graminoso-trifoliosum — занимает дно хорошо дренированной долины; режим влажности почвы в течение лета неустойчивый. Почва на I и II участках дерново-среднеподзолистая глеевая тяжелосуглинистая, на ленточных глинах; III. Deschampsietum gigrofitica herbosum — занимает слабодренированное дно межсельговой долины с устойчивым повышенным увлажнением почвы; IV. Deschampsietum caricosum inflatae; V. Caricetum inflatae deschampsiosum. IV и V участки находятся недалеко от уреза воды в озере и поэтому практически постоянно переувлажнены даже в верхней части почвенного профиля. Самый влажный из всех опытных участков — 5-й экотоп. Травостои на III—V участках развиваются на перегнойно-слабоподзолистой сильно оглеенной тяжелосуглинистой почве, подстилаемой ленточными глинами.

Оводненность листьев у 37 видов преимущественно луговых растений, произрастающих в различных экологических условиях, определялась весовым методом в 4—5-кратной повторности. Определения влажности листьев приурочивались к основным фазам вегетации растений (4—6 раз за лето) и в каждый срок в течение дня продолжались с 8—9 часов до 19—21 часа с интервалом в 1 час. Содержание воды в листьях (в процентах от их сырого веса) у разных видов охарактеризовано различным числом определений — от 24—42 до 250—280, а у некоторых видов до 385—435.

У изученных нами растений среднее содержание воды в листьях в разные по погодным условиям годы на разных этапах их онтогенетического развития, а также при различной увлажненности почвы колеблется от 62—63% до 79—82%. В немногочисленных публикациях по водному режиму мезофитов, выполненных в других экологических условиях и природно-климатических зонах, приводятся примерно такие же данные (Поплавская, 1947, 1953; Сметанникова, 1950; Корякина, 1951, 1970; Антипов, 1961; Горышина и др., 1963; Смирнова, 1968; Бейдеман, Паутова, 1969; Нахуцришвили, 1972, и др.).

Общее содержание воды в ассимиляционных тканях представляет собой исключительно динамичную и вариабельную величину. Она изменяется в течение суток и сезона вегетации в зависимости от экологических условий, фенологического и физиологического состояния растений.

Как показали проведенные исследования, в естественных условиях из изученных видов наименьшее содержание воды в листьях (51—52%) наблюдается у *Poa pratensis*, *Galium boreale*, *Filipendula ulmaria*, а у некоторых видов минимальная влажность листьев не опускается ниже 73—75% (*Equisetum arvense*, *Centaurea jacea*, *Rumex acetosa* и др.). Судя по опубликованным для растений гумидной зоны данным (Arvidsson, 1951; Смирнова, 1968, и др.), наблюдавшиеся нами минимальные величины содержания воды в листьях луговых растений всегда намного выше их влажности при сублетальном водном дефиците.

Максимальное количество воды в листьях у изученных растений в естественных условиях достигает 70% (*Agropyrum repens*) — 85—86% (*Anthriscus silvestris*, *Trollius europaeus*, *Centaurea jacea*, *Ranunculus acer*). Таким образом, диапазон колебаний влажности листьев в зависимости от биологических особенностей растения и изменений условий внешней среды достаточно велик.

В природной обстановке у исследователя практически нет возможности вычленить влияние на результативный признак одного или нескольких факторов в «чистом виде» и оценить степень его разнообразия в зависимости от варьирования условий среды.

Наши возможности в познании взаимосвязей растений со средой возрастают с применением статистических методов. Для оценки влияния экологических условий и возраста (фенофазы) растений на общее содержание воды в листьях и ее изменчивость наиболее удобной оказалась модель дисперсионного анализа (Фишер, 1957; Плохинский, 1960, 1961; Снедекор, 1961; Урбах, 1964; Рокицкий, 1967, и др.).

Назначение дисперсионного анализа заключается в измерении силы и достоверности влияния факторов на анализируемый признак. Дисперсионный анализ, примененный для характеристики содержания воды в листьях растений, показывает удельный вес экспериментального воздействия на величину разнообразия оводненности листьев на фоне других, не учтенных факторов воздействия, суммарное значение которых также учитывается. При таком подходе эффект воздействия одного или ряда факторов (в зависимости от характера организуемого комплекса) будет оценен в виде его доли в общем разнообразии результативного признака; остальная же часть вариаций признака приходится на неучтенные (не организованные) факторы. Однако в природных условиях неучтенные факторы являются составной частью эксперимента и оценка их степени влияния также представляет несомненный интерес.

Исходя из наметившейся в наших исследованиях зависимости содержания воды в листьях изученных растений от исследованных факторов и ее изменчивости (под влиянием влажности почвы, метеорологических условий, фазы развития и особенностей растений), мы предприняли попытку оценить силу воздействия перечисленных факторов на анализируемый признак. С этой целью были организованы одно-, двух- и трехфакторные комплексы для наиболее типичных луговых растений. В первом случае оценивалась сила влияния влажности почвы опытных участков на разнообразие содержания воды в листьях растений.

В двухфакторном комплексе, при том же результативном признаке, в качестве градаций организованных факторов использовались изменение возраста листьев (фазы вегетации, 4—6 сроков, фактор А) и влажности почвы (3—4 градации, фактор В). Расчеты при этой схеме по алгоритмам Н. А. Плохинского (1967) были выполнены для обычного по количеству осадков года (1961) и для более сухого (1964) года. По различным значениям показателя степени статистического влияния в более сухой и обычный по условиям влажности годы можно косвенно судить о влиянии погодных условий на изменчивость влажности листьев. Если принять, что среди неучтенных факторов наиболее велика роль биологических особенностей растений (это только допущение!), то и они получают количественную оценку.

В трехфакторном комплексе к перечисленным условиям добавлялся анализ влияния погодных условий разных лет (2 градации фактора С — сухой и обычный год). Тем самым снижалась роль неучтенных в эксперименте факторов и увеличивалась вероятность того, что среди них наиболее существенное значение имеют биологические особенности видов, включенных в дисперсионный комплекс. Организация нескольких дисперсионных комплексов обусловлена тем, что не во всех случаях имелась возможность провести оценку влияния двух, а тем более трех факторов на разнообразие изучаемого признака.

Результаты дисперсионного анализа статистически подтвердили экспериментальные данные и позволили оценить силу влияния перечисленных факторов среды на разнообразие содержания воды в листьях растений.

Влажность почвы оказывает большое влияние на оводненность листьев с относительно стабильным водным режимом (табл. 1), это — василек луговой и герань луговая ($\eta^2 = 0.576$ и 0.591). При небольших различиях между экотопами по влажности почвы и к тому же в несвойственных для василька лугового условиях повышенного увлажнения почвы (11 VII 1970 на III—V участках) влияние анализируемого фактора на результативный признак у эумезофита оказалось невелико — $\eta^2 = 0.123$ — и недостоверно.

ТАБЛИЦА 1

Сила влияния влажности почвы на изменчивость содержания воды в листьях растений

Вид[1]	Дата	Сила влияния фактора	Критерий Фишера	
			фактический	табличное значение при $P_1 = 0.95$
Geranium pratense	27 VI 1967	0.591	17.4	3.4
Centaurea jacea	27 VI 1967	0.576	16.1	3.4
» »	11 VII 1970	0.123	2.2	4.5
Alchemilla subcrenata	10 VI 1970	0.057	1.0	4.2
Anthriscus silvestris	27 VI 1961	0.115	2.3	4.4
» »	8 VII 1971	0.173	3.8	4.4
Deschampsia caespitosa	27 VI 1961	0.049	0.6	2.9
» » . . .	23 VI 1964	0.262	5.2	2.8

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР».

Видам с большой изменчивостью содержания воды в листьях, к которым относятся манжетка, купырь лесной и щучка дернистая, обычно присуща невысокая (5—17%) степень влияния влажности почвы на изменчивость оводненности листьев. Однако в более сухой год (1964) степень воздействия контролируемого фактора на разнообразие влажности листьев (например, у щучки дернистой) заметно возрастает и становится достоверной.

В двухфакторном дисперсионном комплексе установлено, что сила влияния фазы развития растений у разных видов и неодинаковых по погодным условиям лет на колебание влажности листьев изменяется от 0.020 до 0.400 (табл. 2). При этом у длительно цветущих видов (мышиный горошек, лютик едкий) влияние сроков учета на варьирование результативного признака, особенно в обычные по количеству осадков годы, невелико — 0.020—0.059.

В сухой год, когда влажность листьев у растений в целом ниже, степень влияния сроков учета возрастает: например, у таволги с 0.057 до 0.225, у мышиного горошка в 2 раза и т. д. Для большинства видов влияние фазы развития растений на варьирование влажности их листьев в высшей степени достоверно.

ТАБЛИЦА 2

Показатель степени статистического влияния факторов (η^2) на изменчивость содержания воды в листьях растений и его достоверность

Вид	Год	Факторы				
		A — фаза вегетации	B — влажность почвы	взаимодействие A и B	X — все организованные факторы	Z — неконтролируемые факторы
Phleum pratense . . .	1961	0.203 ***	0.076 ***	0.102 *	0.381 ***	0.619
Galium boreale . . .	1963	0.285 ***	0.144 ***	0.120 ***	0.549 ***	0.451
Sanguisorba officinalis	1963	0.226 ***	0.124 ***	0.090 **	0.440 ***	0.660
Trifolium medium . .	1961	0.264 ***	$\overset{\cdots}{0.019}$	0.038	0.321 ***	0.679
» » .	1964	0.400 ***	$\overset{\cdots}{0.006}$	$\overset{\cdots}{0.006}$	0.412 ***	0.588
Vicia cracca	1961	0.059 *	0.106 **	$\overset{\cdots}{0.075}$	0.240 **	0.760
» »	1964	0.118 ***	0.105 **	0.191 ***	0.414 ***	0.586
Filipendula ulmaria	1961	0.057 ***	0.245 ***	0.493 ***	0.793 ***	0.207
» »	1964	0.225 ***	0.368 ***	0.232 ***	0.825 ***	0.175
Ranunculus acer . .	1961	$\overset{\cdots}{0.024}$	0.166 ***	0.206 ***	0.396 ***	0.604
» » . .	1964	$\overset{\cdots}{0.020}$	0.548 ***	0.065 **	0.633 **	0.367
Deschampsia caespitosa	1961	0.078 *	$\overset{\cdots}{0.020}$	0.050	$\overset{\cdots}{0.148}$	0.852
» »	1964	$\overset{\cdots}{0.037}$	0.366 ***	0.065 *	0.468 ***	0.532
Alchemilla subcrenata	1964	0.054 *	0.458 ***	$\overset{\cdots}{0.006}$	0.518 ***	0.482
Trollius europaeus . .	1970	0.076 *	$\overset{\cdots}{0.014}$	0.307 ***	0.397 ***	0.603
Geranium pratense . .	1971	$\overset{\cdots}{0.057}$	0.149 **	$\overset{\cdots}{0.081}$	0.287 **	0.713

* — $P > 0.95$; ** — $P > 0.99$; *** — $P > 0.999$; …… — недостоверно.

Вместе с тем надо иметь в виду, что от начала вегетации многолетних трав к фазе цветения и к моменту созревания семян при несомненном снижении оводненности ассимиляционных тканей за счет биологических особенностей растений их иссушение обусловливается и изменением метеорологических условий в течение вегетации. В период цветения температура воздуха и почвы обычно выше, чем весной, а относительная влажность воздуха и содержание воды в почве меньше. Поэтому, оценивая влияние фазы вегетации на оводненность листьев и ее разнообразие, необходимо принимать во внимание изменение физических условий среды.

Так же подтверждается оценка значимости влажности почвы в колебаниях запасов влаги в листьях. Особенно велика ее роль у влаголюбивых видов — таволги ($\eta^2=0.245$—0.368), лютика едкого ($\eta^2 = 0.166$—0.548), щучки дернистой ($\eta^2 = 0.366$).

Сопоставляя в целом для всех проанализированных видов показатель степени статистического влияния градаций факторов A и B на изменчивость результативного признака, можно констатировать следующее: даже в условиях нормального водоснабжения влажность почвы оказывает несколько большее влияние ($\bar{\eta}^2 = 0.182$), чем фаза развития растений ($\bar{\eta}^2 = 0.136$), на запас воды в листьях растений и его изменчивость.

Сила влияния взаимодействия факторов на варьирование влажности листьев, как правило, оказалась ниже, чем воздействие каждого из факторов в отдельности. Исключение составляют лишь купальница и таволга в обычный по увлажнению год. Суммарное влияние организованных в эксперименте факторов ($A+B+AB=X$) на варьирование оводненности листьев довольно велико и изменяется от 0.240 до 0.825 (кроме щучки дернистой, у которой в 1961 г. $\eta^2=0.148$; однако в сухой год η^2 возрастает до 0.468). Влияние же неучтенных факторов (и в том числе биологические особенности самих растений) колебалось от 0.175 до 0.760. В среднем для всех видов в двухфакторном комплексе роль контролируемых и неконтролируемых факторов оказалась примерно равной (0.451 и 0.549), но все-таки не организованные в эксперименте факторы имеют несколько больший показатель силы влияния.

В относительно сухой год (1964) суммарное действие первого и второго факторов (А и В), а также их взаимодействие, как правило, заметно выше, чем в обычный по количеству осадков 1961 год. Особенно это относится к щучке дернистой, лютику и мышиному горошку. Причем у бобовых возрастание значения X идет преимущественно за счет увеличения роли фактора А, у лютика и щучки дернистой — за счет фактора В. Соответственно этому в более сухой год уменьшается сила влияния неконтролируемых условий.

Влияние погодных условий на варьирование влажности листьев различных по экологии видов наиболее полно было выявлено в трехфакторном комплексе (табл. 3). Так, у таволги степень влияния погоды на изменчивость содержания воды в листьях оценена в 0.238, у щучки — в 0.252, а у лютика едкого даже в 0.341, при суммарном значении всех организованных факторов 0.758, 0.594 и 0.734 соответственно. Во всех случаях это влияние в высшей степени достоверно. «Фон» дисперсионного комплекса, т. е. неучтенные в эксперименте условия, оказался у этих видов небольшим (η^2=0.242, 0.406, 0.266). Это в свою очередь свидетельствует о том, что у растений с подвижным водным режимом слабо выражена физиологическая регуляция водопотребления и отдачи воды.

ТАБЛИЦА 3

Показатель степени статистического влияния факторов (η^2) на изменчивость содержания воды в листьях растений в трехфакторном комплексе

Вид	Факторы								
	А — фаза вегетации	В — влажность почвы	С — погодные условия	взаимодействие факторов				X — все организованные факторы	Z — неконтролируемые факторы
				АВ	АС	ВС	АВС		
Filipendula ulmaria . .	0.016	0.397	0.238	0.001	0.001	0.021	0.084	0.758	0.242
Deschampsia caespitosa .	0.043	0.101	0.252	0.018	0.014	0.067	0.099	0.594	0.406
Ranunculus acer	0.070	0.129	0.341	0.017	0.033	0.049	0.095	0.734	0.266
Vicia cracca	0.091	0.116	0.138	0.015	0.013	0.019	0.010	0.402	0.598
Trifolium medium . . .	0.154	0.045	0.195	0.031	0.024	0.037	0.009	0.495	0.505

У видов с менее подвижным водным балансом (мышиный горошек, клевер средний) влияние погоды оказалось ниже — η^2=0.138 и 0.195 соответственно. Меньше и роль всех контролируемых условий — 0.402 и 0.495, что подтверждает наше допущение о большом значении среди неорганизованных в комплексе факторов биологических особенностей самих растений.

Таким образом, влияние каждого из факторов на варьирование содержания воды в листьях у изученных растений достаточно высоко и за редким исключением в высшей степени достоверно. Вполне естественно, что у разных видов большее влияние на результативный признак оказывает то первый, то второй, то третий фактор, и реже их совместное действие. Сопоставив в двухфакторном комплексе (табл. 2) степень влияния анализируемых факторов А : В : АВ между собой, можно получить характеристику ведущих факторов, определяющих разнообразие изучаемого показателя водного режима растений. Так, у подмаренника северного, тимофеевки, кровохлебки лекарственной и клевера среднего колебания в содержании воды в первую очередь определяются возрастом, а затем влажностью почвы или взаимодействием обоих факторов. У требовательных к воде таволги, лютика едкого и щучки на фоне более высокой роли всех организованных факторов усиливается роль влажности почвы, особенно в относительно сухой год. Степень влияния этого фактора на разнообразие результативного признака очень велика.

Сравнение средних для каждой градации факторов внутри дисперсионного комплекса позволяет также констатировать более четкие различия между их крайними градациями. Так, например, между первым и вторым, а также вторым и третьим сроками учета влажности листьев имеются лишь небольшие различия, но они недостоверны, а между первым и третьим сроками различия в оводненности листьев достоверны. Аналогичная закономерность прослеживается от третьего к четвертому и от четвертого к пятому учету. Малы и недостоверны различия между средними по срокам учета у мышиного горошка, клевера среднего, лютика едкого, особенно во влажный год.

По градациям второго фактора малы и недостоверны различия между наиболее влажными IV и V участками, несколько больше различия между третьим экотопом (он более сухой), с одной стороны, и IV и V участками, с другой. Вместе с тем средняя влажность листьев изученных растений на I и II опытных участках (наиболее сухих) всегда достоверно ниже, чем на всех трех остальных. Естественно, что наибольшие различия наблюдаются между средней оводненностью листьев на I и IV (а также V) участках.

Таким образом, дисперсионный анализ статистически подтвердил отмеченное выше влияние возраста растений, влажности почвы (даже при большом, казалось бы, запасе в почве воды, доступной для растений), а также метеорологических условий на общее содержание воды и ее изменение в листьях. Кроме того, дисперсионный анализ, показав силу воздействия организованных факторов на величину разнообразия результативного признака на фоне других неучтенных в эксперименте факторов, тем самым позволил оценить и их роль. Заметное уменьшение доли участия неконтролируемых факторов в относительно более сухой год (в двухфакторном комплексе) и явное доминирование изученных факторов (в трехфакторном комплексе) в изменчивости влажности листьев позволяют предполагать, что эти сдвиги обусловлены биологическими особенностями растений. Конечно, тремя рассмотренными факторами не исчерпывается полностью влияние всех условий среды на поступление воды в растение и ее расход. Вместе с тем большое значение фазы вегетации, влажности почвы и метеорологических условий для оводненности тканей растений отмечается очень многими исследователями и подтверждается нашими данными. Среди неконтролируемых (в дисперсионном комплексе) факторов наиболее важны биологические особенности растений. С этой точки зрения таволгу, лютик едкий и подмаренник северный следует отнести к видам с высокой подвижностью водного баланса и слабой способностью его регулировать. Клевер средний, тимофеевка и мышиный горошек обладают меньшей подвижностью водного режима и успешнее контролируют поступление и расход воды, по-видимому, за счет лучшей работы устьичного аппарата и внутренних адаптивных перестроек. Эта же закономерность была вскрыта нами при анализе среднего содержания воды в листьях и его варьировании от минимальных до максимальных значений в различных экологических условиях, но в результате дисперсионного анализа она получила количественную оценку.

ЛИТЕРАТУРА

Антипов Н. И. (1961). Водный режим некоторых гигрофитов. Физиол. раст., 8, 3. — Бейдеман И. Н., В. Н. Паутова. (1969). Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения. — Горышина Т. К., В. Я. Смирнова, Ти Чан-цзинь. (1963). О водном режиме травянистых растений летнего аспекта. Вестн. Ленингр. унив., 15, 3. — Корякина В. Ф. (1951). Некоторые черты водного режима компонентов травосмесей при различной густоте стояния. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 8. — Корякина В. Ф. (1970). Физиология многолетних кормовых злаков. Физиология сельскохозяйственных растений, 6. — Нахуцришвили Г. Ш. (1972). Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Автореф. докт. дисс. — Плохинский Н. А.

(1960). Дисперсионный анализ. — Плохинский Н. А. (1961). Биометрия. — Плохинский Н. А. (1967). Алгоритмы биометрии. — Поплавская Г. И. (1947). Содержание воды и его дневное колебание в листьях лесных мезофитов. ДАН СССР, 58, 8. — Поплавская Г. И. (1953). О дневном содержании воды в листьях растений в разных ассоциациях. Бот. журн., 38, 3. — Рокицкий П. Ф. (1967). Биологическая статистика. — Сметанникова А. И. (1950). К сравнительной характеристике некоторых видов люцерны. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 7. — Смирнова И. А. (1968). Водный режим характерных представителей травяно-кустарничкового яруса сообществ южной тайги. Автореф. канд. дисс. — Снедекор Дж. У. (1961). Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Фишер Р. А. (1957). Статистические методы обработки биологических данных. — Arvidsson I. (1951). Austrocknungs- und Dürreresistenzverhältnisse einiger Repräsentanten inländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe. Oikos, Acta Oecol. Scand., 1.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 27 IV 1973.

УДК 581.9 (571.651.8)

Л. И. Китсинг, Т. М. Королева и В. В. Петровский

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ БУХТЫ РОДЖЕРС (ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ)

L. I. KITSING, T. M. KOROLEVA AND V. V. PETROVSKY.
FLORA OF VASCULAR PLANTS FROM THE ROGERS-HARBOUR VICINITY (WRANGEL ISLAND)

Приводится аннотированный список сосудистых растений из окрестностей бухты Роджерс, насчитывающий 189 таксонов. Дается краткий анализ флоры и проводится сравнение с флорами нескольких пунктов в других районах Арктики.

Проводившиеся в последние годы ботанические исследования на о. Врангеля позволили достаточно полно инвентаризировать флору сосудистых растений острова, которая насчитывает свыше 310 видов (Петровский, 1973). Флоры отдельных небольших территорий в пределах острова, по площади соответствующих территории конкретной флоры А. И. Толмачева, в отдельных случаях выявлены с исчерпывающей полнотой. Это открывает возможность для сопоставления элементарных флор разных районов острова с аналогичными флорами из других частей Арктики. Публикуемый ниже список растений из окрестностей бухты Роджерс и краткий анализ этого списка представляет собой попытку определить место данного флористического комплекса в ряду конкретных флор Арктической флористической области.

Основой для составления списка флоры послужили коллекции растений, собранные в течение ряда сезонов В. В. Петровским (1964—1965 гг., 1969—1971 гг.), а также гербарные материалы, собранные Б. А. Юрцевым в 1965 г., П. Г. Жуковой в 1965 г. и в 1970 г., Л. И. Китсингом в 1971—1972 гг. и Т. М. Королевой в 1972 г. Следует отметить, что первый, предварительный, список флоры окрестностей бухты Рожерс был составлен на базе гербарных материалов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Среди этих материалов наиболее значительны коллекции, собранные Г. А. Ушаковым (1928—1929 гг.), А. М. Минеевым (1931—1933 гг.), Б. Н. Городковым (1938 г.), Е. Д. Дмитриевой и Г. Т. Жуковым (1948—1949 гг.). Этот предварительный список, составленный Б. А. Юрцевым и В. В. Петровским, насчитывал около 100 видов. Ныне во флоре окрестностей бухты Роджерс выявлено более 180 видов сосудистых растений.

Природные условия района флоры. Бухта Роджерс расположена в юго-восточной части острова. Территория, на которой проводилась инвентаризация флоры, занимает площадь около 64 км² и охватывает район, по геоморфологии довольно типичный для рельефа восточной части острова. Бóльшую часть изучавшейся территории составляет приподнятая, слабо пологая терраса, ограниченная с севера невысокой грядой, тянущейся с северо-запада на юго-восток. Абсолютные отметки этого небольшого поднятия, сложенного глинистыми сланцами и песчаниками триасового возраста, достигают всего 200 м. Сравнительно небольшую площадь занимают пойма реки Нашей в приустьевой части и галечниковая коса, ограничивающая акваторию бухты.

Климат района бухты Роджерс в зимнее время определяется воздействием масс холодного арктического воздуха, приносимого господствующими северо-восточными и северными ветрами. В течение зимы (с октября по май) в районе полярной станции Роджерс выпадает около 105 мм осадков. Средняя температура самого холодного месяца — февраля — составляет —24.9°. Летом здесь господствуют ветры северо-восточных и восточных румбов. За три летних месяца (июнь—август) выпадает около 60 мм осадков, преимущественно в виде моросящих дождей. Средние месячные температуры июня +0.4°, июля +2.4°, августа +1.9°, а максимальная температура, отмеченная летом, +18°. Безморозного периода практически нет. Ночные заморозки обычны во все декады лета. Средняя годовая температура —11.3°.[1]

Вследствие суровости климата положение каждого экотопа в рельефе во многом определяет характер растительного покрова. При расчлененности рельефа перераспределение снега зимними ветрами создает исключительное разнообразие экологических условий в период вегетации; а степень заснеженности местообитаний зимой также во многом определяет набор видов растений в каждом экотопе. Вследствие сильных ветров северных румбов вершины, верхние части склонов и прибрежная равнина являются местообитаниями слабозаснеженными, а местами и совершенно бесснежными. Здесь в основном преобладают щебнистые и суглинисто-щебнистые тундры, господствующие в ландшафте района. Во всех вариантах таких тундр почти всегда можно встретить *Poa malacantha*, *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Claytonia arctica*, *Stellaria edwardsii*, *Cerastium beeringianum*, *Minuartia rubella*, *Papaver polare*, *Draba pilosa*, *Saxifraga platysepala*, *Chrysosplenium wrightii*, *Astragalus alpinus*, *Oxytropis tschuktschorum*, *Artemisia borealis*, *A. furcata*, *Senecio atripurpureus*. Нередко в таких тундрах в заметном обилии отмечаются *Salix glauca* (шпалерная форма), *S. reptans*, *S. phlebophylla* и *Dryas punctata*. На участках равнины, где наблюдается подток талых вод со склонов соседней гряды, в суглинисто-щебнистых тундрах обычны, а иногда и обильны такие виды, как *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis holmii*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*, *Poa pseudoabbreviata*, *Puccinellia colpodioides*, *Carex lugens*, *Juncus biglumis*, *Oxygraphis glacialis*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga hirculus*, *Primula tschuktschorum*, *Lagotis minor*, *Nardosmia frigida*. На сырых дренированных склонах господствуют щебнистые травяные тундры, варьирующие по видовому составу, но, как правило, в них всегда присутствуют *Hierochloë alpina*, *Poa glauca*, *Festuca brevissima*, *Carex rupestris*, *Silene repens*, *Papaver leucotrichum*, *Draba subcapitata*, *Saxifraga nivalis*, *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis tschuktschorum*, *Androsace ochotensis*, *Eritrichium sericeum*, *Artemisia glomerata*, *Saussurea tilesii*. Роль мхов и лишайников в этих типах тундр крайне незначительна. В наиболее защищенных местах (микроложбинках, западинках и т. п.) в заметном обилии отмечаются *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia divergens*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. nivalis* и некоторое количество *Dicranum* spp. На каменистых вершинах обильны эпилитные лишайники.

К числу местообитаний, умеренно и сильно заснеженных, прежде всего относятся защищенные от ветров подножия южных склонов гряды, небольшие лощины, узкие долины ручьев и речек, ложбины стока, овраги по берегу моря. На всех этих экотопах преобладают травяные и травяно-моховые группировки. В условиях хорошего дренажа — это богаторазнотравные луговины, где обычны *Poa alpigena*, *Oxyria digyna*, *Stellaria ciliatosepala*, *Ranunculus nivalis*, *Papaver lapponicum*, *Saxifraga hieracifolia*, *Myosotis asiatica*, *Artemisia arctica*, *Taraxacum arcticum*. В сырых переувлажненных депрессиях большей частью господствуют осоково-пушицево-моховые группировки с доминирующими *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. medium* и довольно обильными *Dupontia fisheri*, *Poa arctica*, *Rumex arcticus*, *Melandrium apetalum*, *Caltha arctica*, *Draba pseudopilosa*, *Pedicularis sudetica* ssp. *albolabiata*, *Nardosmia frigida*. На берегу бухты и на галечниковой косе наиболее частыми видами оказываются *Deschampsia brevifolia*, *Puccinellia angustata*, *P. tenella*, *P. phryganodes*, *Phippsia algida*, *Stellaria humifusa*, *Cochlearia groenlandica*, *Saxifraga rivularis*, которые никогда не образуют сомкнутой дернины, даже такой вид, как *Puccinellia phryganodes*. На дренированных пойменных террасах обычно можно встретить большинство видов местной флоры, но есть группа видов, встречающихся только в пойме. Это *Equisetum arvense*, *Stellaria crassipes*, *Cardamine digitata*, *Chamaenerium latifolium*.

---

[1] Все климатические данные приводятся по «Справочнику по климату СССР», вып. 33, 1966 г.

Как уже упоминалось выше, наибольшие площади в районе занимают щебнистые и щебнисто-суглинистые тундры, характерные для подзоны арктических тундр. Именно флора местообитаний этих типов составляет бóльшую часть флоры окрестностей бухты Роджерс. Это следует иметь в виду при сопоставлении данной конкретной флоры с аналогичными флорами районов, где господствуют иные почвенно-экологические фации. При всем своеобразии почвенно-климатических условий район бухты Роджерс, по нашему мнению, достаточно типичен для подзоны арктических тундр; конкретная флора этого района может дополнить и расширить наши представления о характере флористических комплексов в указанной подзоне.

Список сосудистых растений окрестностей бухты Роджерс

1. *Equisetum arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Rupr. — влажные участки поймы, берега водотоков; редко.
2. *E. scirpoides* Michx. — берега водотоков; очень редко.
3. *E. variegatum* Schleich. — на аллювии ручьев и речек; очень редко.
4. *Selaginella sibirica* (Milde) Hieron. — обычно в травяно-лишайниковых тундрах на южных щебнистых и каменистых склонах.
5. *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult. — щебнистые склоны и вершины; обычно.
6. *H. pauciflora* R. Br. — сырые травяные тундры в депрессиях; редко.
7. *Alopecurus alpinus* Smith var. *borealis* (Trin.) Griseb. — обычно в травяных, хорошо увлажняемых тундрах по бортам и днищам долин вдоль водотоков.
8. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal — редко на поймах и южных склонах.
9. *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. — почти во всех типах умеренно и сильно увлажненных тундр.
10. *Calamagrostis holmii* Lange — доминирует в некоторых типах полигональных травяных тундр на делювиальных шлейфах, реже — на аллювиях речек.
11. *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. — обычно в умеренно увлажненных суглинистых полигональных тундрах, на пойме и по берегу лагуны.
12. *D. brevifolia* R. Br. — изредка по берегу бухты.
13. *Trisetum spicatum* (L.) Richt. — речные аллювии, береговые склоны, южные склоны сопок; не часто.
14. *Koeleria asiatica* Domin — нередко в сухих травяных тундрах на защищенных склонах.

15. *Poa alpigena* (Fries) Lindm. — борта оврагов, береговые склоны, подножья склонов сопок; не часто.
16. *P. alpigena* var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand. — речные аллювии; редко.
17. *P. arctica* R. Br. — сырые и влажные травяные тундры на поймах, в депрессиях, по днищам долин и ложбин; обычно.
18. *P. glauca* Vahl — сухие щебнистые склоны и вершины; обычно.
19. *P. malacantha* Kom. — теплые щебнистые склоны; обычно.
20. *P. paucispicula* Scribn. et Merr. — в местах залеживания снега; редко.
21. *P. pseudoabbreviata* Roshev. — щебнисто-суглинистые полигональные тундры на шлейфах, щебнистые и каменистые тундры на склонах и вершинах; очень обычно.
22. *Dupontia fisheri* R. Br. — сырые травяные тундры в депрессиях: не часто, но местами обильно.
23. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — сырые депрессии на приморской террасе; редко.
24. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — места залеживания снега, берега лагуны, сырые пятнистые тундры; редко.
25. *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. — берега лагуны; редко.
26. *P. colpodioides* Tzvel. — щебнисто-суглинистые травяные тундры на делювиальных шлейфах; обычно, местами доминирует.
27. *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. — обильно по берегам лагуны.
28. *P. tenella* (Lange) Holmb. — обычно по берегам лагуны.
29. *Festuca baffinensis* Polunin — щебнистые тундры на южных склонах; редко.
30. *F. brachyphylla* Schult. — почти повсеместно, кроме переувлажненных травяных тундр в депрессиях и вдоль водотоков.
31. *F. brevissima* Jurtz. — сухие щебнистые склоны; не редко.
32. *F. cryophila* Krecz. et Bobr. — аллювии речек и ручьев; не часто.
33. *F. hyperborea* Holmen — щебнисто-суглинистые тундры на шлейфах; не редко.
34. *F. rubra* L. — сухие щебнистые склоны; редко.
35. *Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel. — сухие щебнистые склоны; редко.
36. *Eriophorum angustifolium* Honck. — сырые травяные тундры вдоль водотоков и в депрессиях; обычно.
37. *E. callitrix* Cham. — сырые пятнистые травяные тундры на уступах террас.
38. *E. medium* Anderss. — сырые тундры вдоль водотоков; редко.
39. *E. russeolum* Th. Fries var. *albidum* Nyland. — аналогично предыдущему виду.
40. *E. scheuchzeri* Hoppe — сырые поймы; не часто.
41. *E. triste* (Th. Fries) A. Löve et Hadač — сырые суглинистые полигональные тундры; редко.
42. *E. vaginatum* L. — сырые тундры на уступах террас; очень редко.
43. *Carex lugens* Holm — доминант осоковых и осоково-дриадовых тундр; очень обычно.
44. *C. misandra* R. Br. — пятнистые травяные тундры на шлейфах; редко.
45. *C. obtusata* Liljebl. — южные щебнистые склоны; редко, но местами обильно.
46. *C. podocarpa* R. Br. — подножия склонов; редко.
47. *C. rupestris* Bell. ex All. — доминант травяно-лишайниковых тундр на щебнистых склонах южных экспозиций, реже — на вершинах.
48. *C. stans* Drej. — сырые тундры в депрессиях и у водотоков; не часто, но местами обильно.
49. *C. subspathacea* Wormsk. et Hornem. — сырые осоковые тундры на приморской террасе; очень редко.
50. *C. tripartita* All. — в местах залеживания снега; редко.
51. *C. ursina* Dew. — берега лагуны; редко.
52. *Juncus biglumis* L. — сырые пятнистые тундры; обычно.

53. *Luzula confusa* Lindb. — повсеместно; от вершин сопок до пойм, кроме сырых и переувлажненных местообитаний. Особенно обильно на щебнистых вершинах гребней и щебнистых склонах разных экспозиций.
54. *L. nivalis* (Laest.) Beurl. — обычна в сырых травяных и пятнистых тундрах.
55. *L. tundricola* Gorodk. — травяные группировки на поймах; редко.
56. *Lloydia serotina* (L.) Reichb. — широко: от вершин сопок до пойм, кроме переувлажненных местообитаний.
57. *Allium schoenoprasum* L. — берега водотоков; редко.
58. *Salix arctica* Pall. — речные поймы; редко.
59. *S. glauca* L. —доминант ивнячковых тундр на прибрежных террасах.
60. *S. phlebophylla* Anderss. — часто обильна на вершинах и щебнистых склонах.
61. *S. polaris* Wahlenb. ssp. *pseudopolaris* (Floder.) Hult. — сырые травяно-моховые тундры по днищам долин, ложбин, у подножий склонов; обычно.
62. *S. pulchra* Cham. — сырые тундры на шлейфах сопок; не часто, но местами обильно.
63. *S. reptans* Rupr. — доминант щебнистых ивнячково-травяных тундр на склонах и террасах; обычно также на поймах.
64. *S. reticulata* L. — у подножий склонов; редко.
65. *Oxyria digyna* (L.) Hill — травяные тундры по берегам водотоков, у подножий склонов, в местах залеживания снега; очень обычно.
66. *Rumex acetosa* L. ssp. *pseudoxyria* Tolm. — травяные тундры на щебнистых склонах; редко.
67. *R. arcticus* Trautv. — сырые депрессии, берега водотоков, сырые пятнистые тундры; обычно.
68. *Koenigia islandica* L. — на суглинистых пятнах, на местах залеживания снега; не часто.
69. *Polygonum bistorta* L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky — травяные тундры у водотоков; не часто.
70. *P. viviparum* L. — широко: во всех типах травяных тундр (иногда в травяно-дриадовых тундрах).
71. *Claytonia arctica* Adams — обильно на щебнистых склонах и террасах.
72. *C. vassilievii* Kuzen. — найдена однажды, в полосе стока, но в большом обилии.
73. *Stellaria ciliatosepala* Trautv. — травяные тундры вдоль водотоков, на поймах, в местах залеживания снега, по береговым склонам, по бортам долин и ложбин; обычно.
74. *S. crassipes* Hult. — нередко на галечниках ручьев.
75. *S. edwardsii* R. Br. — галечники, щебнистые склоны, каменистые россыпи; обычно.
76. *S. humifusa* Rottb. — берега лагун; обильно.
77. *S. laeta* Richards. — поймы рек и ручьев; редко.
78. *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. — щебнистые тундры разных типов; часто и местами обильно.
79. *C. maximum* L. — сухие щебнистые склоны южных экспозиций; очень редко.
80. *C. regelii* Ostenf. ssp. *regelii* — в местах залеживания снега, аллювии речек и ручьев, берега лагуны; обычно.
81. *Sagina intermedia* Fenzl — обычно по берегу лагуны, реже на суглинистых пятнах в травяных тундрах.
82. *Honkenya peploides* (L.) Ehrh. ssp. *diffusa* (Hornem.) Hult. — приморские галечниковые косы; очень редко.
83. *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell. — в местах залеживания снега; не часто.
84. *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — щебнистые травяные и травяно-дриадовые тундры на вершинах и склонах; обычно.

85. *M. rossii* (R. Br.) Graebn. ssp. *rossii* — влажные пятнистые тундры в полосах стока; очень редко.
86. *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern — щебнистые тундры на вершинах и склонах; очень обычно.
87. *Silene repens* Patr. — щебнистые южные склоны; довольно обычно.
88. *Melandrium affine* J. Vahl — сухие щебнистые тундры на вершинах, склонах и террасах; обычно.
89. *M. apetalum* (L.) Fenzl — влажные и сырые травяные тундры; обычно.
90. *Caltha arctica* R. Br. — сырые пятнистые тундры, берега водотоков; обычно.
91. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge — пятнистые тундры на террасах и склонах; очень обычно.
92. *Ranunculus affinis* R. Br. — травяные тундры на щебнистых южных склонах; редко.
93. *R. gmelinii* DC. — края луж и озерков; редко.
94. *R. grayi* Britt. — изредка на щебнистых склонах.
95. *R. hyperboreus* Rottb. var. *hyperboreus* — вдоль сырых дорожных колей; редко.
96. *R. nivalis* L. — в местах залеживания снега; нередко в обилии.
97. *R. pygmaeus* Wahlenb. — аналогично предыдущему виду.
98. *R. spitsbergensis* Hadač — в сырой травяно-моховой тундре на приморской террасе; найден только однажды.
99. *R. sulphureus* Soland. — во влажных пятнистых и травяно-моховых тундрах, у водотоков; очень обычно.
100. *Thalictrum alpinum* L. — щебнистые тундры разных типов; обычно.
101. *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. s. l. — у водотоков, в нивальных группировках; довольно обычно.
102. *P. leucotrichum* Tolm. var. — осыпи на склонах южных экспозиций, галечники ручьев; не редко.
103. *P. polare* (Tolm.) Perf. — щебнистые южные склоны; редко.
104. *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky — в травяно-моховых группировках у водотоков; не часто.
105. *P. pulvinatum* Tolm. — щебнистые травяные тундры на южных склонах; не часто.
106. *P. radicatum* Rottb. ssp. *occidentale* Lundstr. — щебнистые тундры разных типов; обычно, местами обильно.
107. *P. uschakovii* Tolm. et Petrovsky — редкотравные тундры на приморских террасах; не часто.
108. *Cochlearia arctica* Schlecht. — редко в травяных тундрах на склонах.
109. *C. groenlandica* L. — морские побережья, галечники ручьев, борта оврагов; обычно, местами обильно.
110. *Eutrema edwardsii* R. Br. — влажные травяные тундры разных типов, берега водотоков, галечники; обычно.
111. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. — сухие щебнистые склоны, осыпи; редко.
112. *Cardamine bellidifolia* L. — повсеместно: от вершин сопок до речных пойм и морских побережий; обычно.
113. *C. digitata* Richards. — аллювии ручьев и речек; редко.
114. *C. pratensis* L. ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — сырые травяно-моховые тундры в депрессиях; редко.
115. *Arabis septentrionalis* N. Busch — очень редко на поймах.
116. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel — щебнистые умеренно-увлажненные тундры на террасах и склонах; обычно.
117. *Draba alpina* L. — на местах залеживания снега; не редко.
118. *D. fladnizensis* Wulf. — на щебнистых склонах, во влажных травянистых группировках; не часто.
119. *D. groenlandica* Ekman — травяные тундры на теплых склонах долин и оврагов; редко.
120. *D. hirta* L. — аналогично предыдущему виду.

121. *D. lactea* Adams — сырые травяно-моховые тундры в полосах стока; редко.
122. *D. macrocarpa* Adams — щебнисто-суглинистые тундры; редко.
123. *D. micropetala* Hook. — галечники ручьев; редко.
124. *D. nivalis* Liljebl. — щебнистые южные склоны; редко.
125. *D. oblongata* R. Br. — борт оврага, найдена однажды.
126. *D. pilosa* DC. — пятнистые, умеренно увлажненные тундры; обычно.
127. *D. pseudopilosa* Pohle — сырые травяно-моховые тундры вдоль водотоков; обычно.
128. *D. subcapitata* Simm. — щебнистые тундры на склонах и горных террасах; обычно.
129. *Rhodiola borealis* Boriss. — щебнистые и каменистые склоны; не часто.
130. *Saxifraga bronchialis* L. ssp. *funstonii* (Small) Hult. — щебнистые травяные и кустарничковые тундры на склонах и вершинах; довольно часто.
131. *S. caespitosa* L. — щебнистые и пятнистые травяные тундры на склонах, террасах и вершинах; обычно.
132. *S. cernua* L. — очень широко: от каменистых вершин до сырых травяно-моховых тундр в депрессиях и на морских побережьях.
133. *S. foliolosa* R. Br. — сырые травяно-моховые тундры в депрессиях; обычно.
134. *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. — травяные тундры по склонам, в поймах ручьев, в местах залеживания снега; не часто.
135. *S. hirculus* L. — влажные и сырые травяные тундры в полосах стока, в депрессиях; обычно, местами обильно.
136. *S. hyperborea* R. Br. — сырые травяные группировки на аллювиях речек, по морским побережьям; не часто.
137. *S. nelsoniana* D. Don — береговые склоны, места залеживания снега; не часто.
138. *S. nivalis* L. — широко: от каменистых вершин до морских побережий, за исключением переувлажненных травяно-моховых группировок.
139. *S. platysepala* (Trautv.) Tolm. — щебнистые и пятнистые травяные тундры, часто и обычно на пятнах грунта.
140. *S. rivularis* L. — места залеживания снега, берега водотоков и морские побережья; местами обильно.
141. *S. serpyllifolia* Pursh — щебнистые травяные тундры на вершинах, склонах и шлейфах сопок; обычно.
142. *S. setigera* Pursh — травяные тундры на щебнистых южных склонах и террасах; редко.
143. *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith — места залеживания снега; не часто.
144. *Chrysosplenium wrightii* Franch. et Savat. — повсеместно: от каменистых вершин до морских побережий, исключая сырые травяно-моховые тундры со сплошным задернением. Растет преимущественно на незадернованных грунтах.
145. *Potentilla elegans* Cham. et Schlecht. — каменистые вершины и склоны; не часто.
146. *P. emarginata* Pursh — щебнистые и пятнистые травяные тундры на склонах, террасах и шлейфах сопок; обычно.
147. *P. uniflora* Ledeb. — каменистые и щебнистые вершины и склоны, осыпи; обычно.
148. *Dryas punctata* Juz. — щебнистые дриадовые и дриадово-осоковые тундры на склонах; вид, доминирующий в этих типах тундр.
149. *Sanguisorba officinalis* L. — на берегу бухты, отмечена дважды.
150. *Astragalus alpinus* L. ssp. *arcticus* (Bunge) Hult. — травяные и кустарничковые тундры на склонах, террасах и шлейфах сопок, пойм речек; обычно.
151. *A. umbellatus* Bunge — пятнистые и щебнистые травяные тундры на склонах и шлейфах сопок; обычно, местами обильно.

152. *Oxytropis mertensiana* Turcz. — сырые и умеренно влажные тундры на склонах и террасах сопок; редко.
153. *O. tschuktschorum* Jurtz. — щебнистые вершины, склоны, террасы, осыпи; очень обычно, местами обильно.
154. *O. wrangelii* Jurtz. — щебнистые кустарничковые и травяные тундры на приморской террасе; не часто, местами обильно.
155. *Chamaenerium latifolium* (L.) Th. Fries et Lange — поймы речек и ручьев; редко, но местами обильно.
156. *Pyrola grandiflora* Radius — подножие щебнистого склона южной экспозиции; найдено однажды.
157. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — крутые дренированные склоны, сильно заснеженные зимой; не часто.
158. *Primula tschuktschorum* Kjellm. — пятнистые травяные тундры у водотоков, вершины оврагов; обычно, местами обильно.
159. *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr. — щебнистые тундры на склонах и террасах; не редко.
160. *A. ochotensis* Willd. — широко в щебнистых тундрах — от вершин до галечниковых морских кос и речных аллювиев.
161. *Polemonium boreale* Adams — щебнистые южные склоны и террасы; не часто.
162. *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray — очень редко на морской косе.
163. *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg. — травяные тундры на склонах по берегам, в местах залеживания снега; обычно.
164. *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC. s. l. — щебнистые южные склоны, осыпи; не часто, но местами обильно.
165. *Castilleja elegans* Malte — щебнистые южные склоны и террасы; редко.
166. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. — влажные пятнистые травяные и щебнистые редкотравные тундры; обычно.
167. *Pedicularis capitata* Adams — травяные тундры по береговым склонам; редко.
168. *P. langsdorfii* Fisch. — кустарничковые и кустарничково-травяные тундры на всех элементах рельефа; обычно, паразитирует на всех видах ив.
169. *P. sudetica* Willd. ssp. *albolabiata* Hult. — сырые травяно-моховые тундры в депрессиях; не часто.
170. *P. sudetica* ssp. *novaiae-semliae* Hult. — влажные пятнистые травяные тундры на шлейфах и террасах; обычно.
171. *Valeriana capitata* Pall. — во всех вариантах влажных и сырых тундр; очень обычно.
172. *Campanula uniflora* L. — травяные тундры на склонах; редко.
173. *Erigeron komarovii* Botsch. — щебнистые травяные тундры на южных склонах; не часто.
174. *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman — травяные тундры на южных склонах; редко.
175. *Saussurea tilesii* Ledeb. — щебнистые травяные тундры на всех элементах рельефа; обычно.
176. *Artemisia arctica* Less. — травяные тундры по береговым склонам, у подножия сопок; редко.
177. *A. borealis* Pall. s. l. — щебнистые склоны, шлейфы сопок, пойменные террасы, осыпи; обычно, местами обильно.
178. *A. furcata* Bieb. — щебнистые южные склоны и террасы; обычно.
179. *A. glomerata* Ledeb. — каменистые вершины, склоны, щебнистые осыпи, сухие пойменные террасы; обычно.
180. *A. tilesii* Ledeb. — берега водотоков, поймы; не часто.
181. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. — сырые пятнистые и травяно-моховые тундры в полосах стока и депрессиях; обычно.
182. *N. glacialis* Ledeb. — влажные щебнистые тундры, пойменные террасы; редко.

183. *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. — пятнистые кустарничково-травяные и травяно-моховые тундры на шлейфах сопок; обычно.
184. *Taraxacum acrticum* (Trautv.) Dahlst. — травяные тундры, в местах залеживания снега; обычно.
185. *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. — травяные тундры на южных склонах; не часто.
186. *T. chamissonis* Greene — в травяных группировках на южных склонах; изредка.
187. *T. hyparcticum* Dahlst. — изредка в травяных тундрах.
188. *T. sibiricum* Dahlst. — аналогично *T. arcticum*, но реже.
189. *Crepis nana* Richards. — щебнистые осыпи на южных склонах; редко.

Количество видов, выявленное в окрестностях бухты Роджерс, характеризует флору этого района как относительно бедную. В определенной степени бедность данной флоры связана с довольно ограниченным набором почвенно-экологических фаций в этом районе: здесь, например, отсутствуют равнинно-тундровые фации и очень ограниченно представлены арктические литорали, широко распространенные на противоположном берегу пролива Лонга у мыса Шмидта.

Анализ широтно-географических групп, составляющих флору, показывает абсолютное преобладание арктических видов над всеми остальными. В результате этого анализа выясняется также, что даже те немногие бореальные, бореально-гипоарктические и гипоарктические виды, которые имеются во флоре района, большей частью являются редкими и встречаются только в наиболее благоприятных местообитаниях. Такие бореальные виды, как *Selaginella sibirica*, *Festuca rubra*, *Carex obtusata*, *Silene repens*, *Sanguisorba officinalis*, растут главным образом на хорошо прогреваемых и защищенных южных склонах. Некоторые другие виды представлены во флоре специфическими арктическими расами — таковы *Equisetum arvense*, *Alopecurus alpinus*, *Salix glauca*, *Cardamine pratensis.*

Несколько более многочисленные бореально-гипоарктические и гипоарктические виды также отмечаются не часто и редко имеют значительное обилие. Характерной особенностью этой группы видов является то, что она в основном представлена растениями, тяготеющими к переувлаженным травяно-моховым группировкам: *Arctophila fulva*, *Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*, *E. vaginatum*, *Ranunculus gmelinii*, *Saxifraga hirculus* и др.

Высокоарктические виды составляют во флоре весьма небольшую долю, несколько превышающую, однако, суммарный процент бореальных и гипоарктических видов (12% против 10%). К тому же целый ряд высокоарктических видов играет заметную роль в растительном покрове района флоры. Это прежде всего *Puccinellia colpodioides*, *Deschampsia borealis*, *Festuca hyperborea*, *Phippsia algida*, *Stellaria edwardsii*, *Draba subcapitata*, *Saxifraga platysepala* и некоторые другие.

Около 80% от общего числа видов составляют арктические виды, по существу определяющие характер данной конкретной флоры как флоры типично арктической; это отличает ее от флор умеренно арктических, в которых заметную роль играют бореальные и гипоарктические элементы, и от флор высокоарктических, где таковые элементы отсутствуют, а высокоарктические виды составляют большой процент.

Тот факт, что более 50% флоры района составляют виды циркумполярные и почти циркумполярные, подчеркивает типично арктический характер флоры; остальные виды характеризуют гораздо более ее провинциальные флористические особенности, нежели широтно-географический статус.

Рассматривая характер ареалов видов, не относящихся к категории циркумполярных или почти циркумполярных, мы обнаруживаем весьма заметное преобладание среди них видов, встречающихся как в Северной Америке, так и в Сибири. В широком смысле эту категорию видов можно именовать американо-сибирскими. Бо́льшая часть из них является по существу сибирскими видами, заходящими в западные районы Северной Америки; таковы, в частности, *Selaginella sibirica*, *Koeleria asiatica*, *Carex lugens*, *Kobresia sibirica*, *Salix polaris*, *Cerastium maximum*, *Parrya nudicaulis*, *Dryas punctata*, *Oxytropis mertensiana*, *Valeriana capitata*, *Artemisia glomerata*. Очень большой процент циркумполярных видов также происходит из Сибири. Надо принять также во внимание большое число сибирских и евразиатских видов сибирского происхождения, имеющихся в изученной флоре, но не проникших в Америку (среди них — *Salix reptans*, *Ranunculus spitsbergensis*, *Papaver pulvinatum*, *Nardosmia glacialis*, *Suassurea tilesii* и др., всего около 20 видов). Все это дает нам право сделать вывод об определяющей роли в этой флоре континентальных сибирских видов. Характерной чертой рассматриваемой флоры является ее близость к восточносибирским флорам. Более точное определение ее места среди аналогичных флор Арктики возможно путем непосредственного сравнения флористических комплексов из разных географических пунктов. Надо отметить большое сходство флоры бухты Роджерс с подчеркнуто восточносибирской флорой окрестностей бухты Тикси (135 общих видов — сравните: Тихомиров, Петровский и Юрцев, 1966); вместе с тем следует указать на различия между ними. Помимо отсутствия в нашей флоре специфической для бухты Тикси группы верхоянско-хараулахских видов, мы не находим в бухте Роджерс целого ряда обычных для бухты Тикси сибирских видов — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Arenaria formosa*, *Silene paucifolia*, *Thlaspi cochleariforme*, *Saxifraga spinulosa*, *Oxytropis nigrescens*, *Androsace triflora*, *Thymus extremus*, *Artemisia lagopus*, которые, как правило, не достигают р. Колымы. Зато в окрестностях бухты Роджерс отмечается большая группа видов, характерных для чукотско-аляскинского сектора Арктики: *Poa malacantha*, *Festuca brevissima*, *Salix phlebophylla*, *Claytonia vassilievii*, *Minuartia rossii*, *Papaver paucistaminum*, *Cardamine digitata*, *Chrysosplenium wrightii*, *Oxytropis tschuktschorum*, *Primula tschuktschorum*, *Androsace ochotensis*, *Castilleja elegans*, *Pedicularis langsdorfii*, *Campanula uniflora*, *Artemisia glomerata*. Это очень сближает нашу флору с флорами Чукотского нагорья. Но отсутствие в ней таких обычных на Чукотке видов, как *Salix chamissonis*, *S. tschuktschorum*, *Beckwithia chamissonis*, *Claytonia tuberosa*, *Saxifraga grandipetala*, *S. eschscholtzii*, *S. porsildiana*, *Gentiana glauca*, *Pedicularis willdenowii*, заметным образом отличает нашу флору от большинства изученных флор Чукотки; в этой связи флора бухты Роджерс не может рассматриваться как обычная флора чукотского типа.

Сравнивая нашу флору с географически менее удаленными флорами острова Айон (180 видов — Филин и Юрцев, 1966; Юрцев и др., 1973) и окрестностей мыса Шмидта (170 видов — неопубликованные данные; сравните: Юрцев и др., 1973), мы прежде всего отмечаем отличия, связанные с фациальным составом сопоставляемых флор. На фоне равнинной флоры о. Айон и равнинно-горной — мыса Шмидта флора бухты Роджерс выглядит подчеркнуто горной, так как в ней отсутствуют самые обычные равнинно-тундровые виды вроде *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Luzula wahlenbergii*, *Salix fuscescens*, *Pedicularis lapponica*, *Senecio congestus*. В еще большей степени невыраженность равнинных фаций в окрестностях бухты Роджерс обедняет нашу флору гипоарктическими и бореально-гипоарктическими видами: так, например, произрастающие на острове *Stellaria crassifolia*, *Batrachium trychophyllum*, *Ranunculus pallasii*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Hippuris vulgaris* не встречаются в окрестностях бухты Роджерс.

Несмотря на эти негативные отличия, флора бухты Роджерс оказывается богаче этих двух умеренно-арктических флор за счет широкого представительства в ней арктических и аркто-монтанных видов, прежде всего из родов *Festuca*, *Papaver*, *Draba*, *Saxifraga* и других, преимущественно тяготеющих к горным фациям. Примерно так же наша флора отличается от флоры окрестностей мыса Барроу на Аляске (130 видов — Wiggins a. Thomas, 1962; Hultén, 1968), представляющей по существу флору восточночукотского типа, сильно обедненную за счет выпадения целой серии сибирских и чукотско-американских видов. Если флора мыса Барроу практически не имеет позитивных отличий от элементарных флор Восточной Чукотки, то флора самого западного в Канадском Арктическом архипелаге острова Виктория (201 вид — Porsild, 1955) отличается от многих флор материковой Чукотки и от флоры бухты Роджерс прежде всего наличием характерной группы американских видов: *Colpodium vahlianum*, *Puccinellia anderssonii*, *Cerastium arcticum*, *Parrya arctica*, *Saxifraga tricuspidata*, *S. aizoides*, *Potentilla rubricaulis*, *Lupinus arcticus*, *Aster pygmaeus* и др. В то же время очень многочисленная в бухте Роджерс группа американо-сибирских видов на о. Виктория представлена весьма скромно: *Carex lugens*, *Cerastium beeringianum*, *Ranunculus gmelinii*, *Caltha arctica*, *Erysimum pallasii*, *Artemisia tilesii*, *Nardosmia frigida*, *Senecio frigidus*.

Приведенные выше сравнения позволяют определить место флоры бухты Роджерс среди известных в настоящее время конкретных флор Арктики. Господствующая роль сибирских континентальных видов во флоре бухты Роджерса дает основание определить ее как сибирскую в широком смысле. Заметное преобладание видов восточносибирских характеризует ее в более узком понимании как флору восточносибирскую. Вместе с тем наличие группы видов, не известных к западу от р. Колымы и очень характерных для Чукотки и запада Северной Америки, отличает нашу флору от других флор арктического типа, известных на пространстве между Енисеем и Колымой. Флора бухты Роджерс, таким образом, может быть определена как флора чукотская. Выше уже упоминалось о том, что во флоре бухты Роджерс группа видов, определяющих своеобразие чукотских флор, представлена очень неполно. Наличие в этой флоре некоторого количества американских и узкоберингийских видов (*Minuartia rossii*, *Stellaria laeta*, *S. monantha*, *Chrysosplenium wrightii*, *Primula tschuktschorum*, *Taraxacum chamissonis*) сближает ее с аналогичными флорами Восточной Чукотки. Однако последние намного беднее континентальными сибирскими видами и значительно богаче бореальными элементами, обычными на азиатском побережье Берингова моря. По существу флора бухты Роджерс — своеобразный вариант флоры чукотского типа, в силу своего широтного положения значительно обогащенной высокоарктическими видами, но чрезвычайно обедненной бореальными. Эти черты флоры бухты Роджерс еще резче подчеркиваются горным характером района — обстоятельством, дающим определенные преимущества видам высокоарктическим и факторам, препятствующим в данных условиях расселению и выживанию видов бореальных. В то же время флора бухты Роджерс обнаруживает черты, отличающие ее от восточночукотских флор, но присущие флорам Центральной Чукотки: такие виды, как *Festuca brevissima*, *Papaver paucistaminum*, *P. pulvinatum*, *Ranunculus grayi*, *Silene repens*, обычные в бухте Роджерс и на Чукотском нагорье, не встречаются на Чукотском полуострове. В этом отношении флора бухты Роджерс занимает как бы промежуточное положение между флорами восточночукотскими и центральночукотскими. Более точно место нашей флоры может быть определено лишь после сравнения с другими конкретными флорами острова Врангеля. Оставляя открытым вопрос о месте флоры бухты Роджерс в системе флор Чукотки, мы определяем ее как флору типично арктическую, континентальную горную, представляющую собой северный вариант континентальных флор чукотской группы, а в более широком смысле — как крайне восточный вариант континентальных флор восточносибирского типа.

ЛИТЕРАТУРА

Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Тихомиров Б. А., В. В. Петровский, Б. А. Юрцев. (1966). Флора окрестностей бухты Тикси. В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего

Востока. — Филин В. Р. и Б. А. Юрцев. (1966). Сосудистые растения острова Айон (Чаунская губа). В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, Ю. П. Кожевников, А. А. Коробков, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. (1973). Флористические находки в Чукотской тундре, I. Новости сист. высш. раст., 10. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. — Porsild A. E. (1955). The vascular plants of the western Canadian Arctic Archipelago. Nat. Mus. Can. Bull., 135. — Wiggins I. L. a. J. H. Thomas. (1962). A flora of the Arctic Alaska slope.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 18 VII 1973.

УДК 581.9+581.524.44]582.632.1

О. С. Гребенщиков

О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ ГРАБА, ИХ СООБЩЕСТВАХ И ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ

O. S. GREBENSHCHIKOV. ON SOME SPECIES OF *CARPINUS*, THEIR COMMUNITIES AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

Напомним вначале, что виды граба в настоящее время сосредоточены на земном шаре в трех древних реликтовых районах современного умеренного пояса, в которых сохранились также многие другие третичные лиственные и хвойные породы и целые сообщества их: 1) район Юго-Востока Сев. Америки; 2) район южной половины Европы с северным Средиземноморьем, протянувшимся до Кавказа, и 3) японско-китайский район в Юго-Восточной Азии. Первый из этих районов — Юго-Восток Сев. Америки — наиболее беден формами граба, там произрастает лишь один вид — *Carpinus caroliniana* Walt. Второй район — европейско-средиземноморско-кавказский, населен, по-видимому, тремя видами граба (о них речь ниже) — *C. betulus* L., *C. orientalis* L., *C. schuschaensis* H. Winkler и, может быть, некоторые другие. Наконец, третий район, Юго-Восточная Азия, отличается наибольшим видовым богатством граба. Здесь произрастают, по современным данным (Ohwi, 1965), не менее 15—20 видов этого рода, принадлежащих к двум различным секциям — sect. *Distegocarpus* (*C. japonica* Blume, *C. cordata* Blume, *C. carpinoides* Makino) sect. *Eucarpinus* (*C. laxiflora* Blume, *C. tschonoskii* Maxim., *C. turczaninovii* Hance, *C. yedoensis* Maxim., *C. pubescens* Burkill) и многие другие виды, описанные в последнее время местными авторами, и частично еще, по-видимому, «неотстоявшиеся» в отношении изученности и недостаточно четкие.

Остановимся на втором, наиболее близком и интересующем нас в данном случае районе. На западе и в средней части Европы, захватывая на севере южную Англию, Данию, юг Швеции и западные территории СССР, распространен лишь один вид — граб обыкновенный *C. betulus* L. Это, как известно, дерево средней высоты, хотя и достигающее иногда 25 м. В Южной Европе (при продвижении с запада на восток), начиная от Альп и Апеннин, на ареал граба обыкновенного накладывается ареал грабинника или граба восточного *C. orientalis* L., небольшого дерева, деревца, а чаще — кустарника, типичного для переходной субсредиземноморской зоны. В пределах южных Альп, в северных и средних частях Апеннинского и Балканского полуостровов, в горах Румынии, в Венгрии, Молдавии, Крыму, на Кавказе и крайнем севере Малой Азии площади ареалов этих двух видов совпадают; точнее участки их распространения всюду тесно соприкасаются, поскольку они занимают несколько различные экологические ниши: *C. betulus* тяготеет к умеренным условиям типа среднеевропейских, тогда как *C. orientalis* занимает более теплые и сухие участки субсредиземноморского характера. Таким образом, обе породы часто непосредственно соприкасаются одна с другой в горизонтальном и вертикальном (в горах) направлениях, а в некоторых районах отмечено и их совместное произрастание. Однако на всей этой площади, от Альп до Кавказа, мы нигде не наблюдали и следов каких-либо промежуточных форм или гибридов между этими двумя видами. Неизвестны нам и такие данные в советской и зарубежной литературе. Очевидно, древняя изоляция этих (и экологически довольно далеких) видов не допускает их природного скрещивания; по всей Южной Европе мы различаем лишь эти два основных вида.

Но вот, переваливая через Большой Кавказский хребет на его южные склоны и попадая в теплое Восточное Закавказье, мы вдруг становимся свидетелями необыкновенной вспышки разнообразия форм граба и, по-видимому, процессов сложной гибридизации между ними. Целая плеяда разнообразных форм, уже с первого взгляда различимых по характерным прицветным чешуям, населяет еще сравнительно мало исследованные склоны гор, долины и ущелья Азербайджана и юго-восточной Армении. Здесь еще в начале века Винклер (Winkler, 1940) «с ходу» описал 4 новых вида граба — *C. schuschaensis*, *C. oxycarpa*, *C. hybrida* и *C. grosseserrata*, а несколько позднее О. Радде-Фомина (1929) установила еще один вид в северо-западном Азербайджане — *C. geokczaica*. Не вдаваясь в подробную оценку этих таксонов как «хороших» видов, можно сказать, что отличия их, хотя бы по плюске, настолько бросаются в глаза, что некоторые из них, во всяком случае с бóльшим основанием, можно было бы считать видами, чем *C. caucasica* Grossh., практически неотличимый от *C. betulus* L. Как нам кажется, давно пора признать, а систематикам утвердить законным порядком, что описание *C. caucasica* явилось «ошибкой великого мастера» А. А. Гроссгейма, под гипнозом авторитета которого граб обыкновенный на Кавказе до сих пор выделяется (особенно местными ботаниками) в особый вид, давно непризнанный, кстати сказать, за рубежом. Впрочем, уже во «Флоре Армении (1962)» под ред. А. Л. Тахтаджяна приводится только *C. betulus*. *C. caucasica* был, по-видимому, описан на основе одной из многочисленных мелких форм граба обыкновенного. Признаки его — более узкий орешек, иногда несколько более оттянутое острие листа и другие — весьма непостоянны, и при просмотре большого материала (в поле или в гербариях) неизбежно приходишь к отрицанию его как тáксона видового ранга.

Каково же может быть происхождение бурного формового разнообразия в Азербайджане, напоминающего в миниатюре восточно-азиатский комплекс видов?

Мы позволим себе сделать здесь следующие предварительные предположения. Как уже упоминалось ранее, *C. betulus* и *C. orientalis* нигде между собой не скрещиваются и едва ли можно допустить существование гибридов этих двух видов и в Азербайджане. Нам кажется, что здесь надо считаться с бесспорным наличием древней, по-видимому, третичной формы граба, представленной в настоящее время «комплексом *schuschaensis — geokczaica*». Этот древний комплекс форм (популяций) субсредиземноморской экологии, очень схожий, как увидим далее, с одним из комплексов Юго-Восточной Азии, не имеет, по-видимому, «барьера нескрещиваемости» ни в отношении *C. betulus* (включая и *C. caucasica*), ни в отношении *C. orientalis*. Возможно, что именно этот комплекс, гибридизируя с обоими европейскими видами, и порождает богатую серию переходных форм, так затрудняющих систематику азербайджанских грабов (а не скрещивание *C. betulus* и *C. orientalis* между собой!). Так, формы *C. oxycarpa* и *C. grosseserrata* являются, по-видимому, промежуточными формами между «комплексом *schuschaensis—geokczaica*» и грабом обыкновенным (ближе к последнему), а *C. hybrida* — между этим же комплексом и грабинником (*C. orientalis*), как предполагал и описавший эти виды Г. Винклер. Е. Г. Бобров, обработавший грабы для «Флоры СССР» (1936), В. И. Грубов в сводке «Деревья и кустарники» (1951) и В. И. Матикашвили в «Дендрофлоре Кавказа» (1961) также справедливо считали единственным из этой плеяды видом *C. schuschaensis* H. Winkler. Нам удалось пересмотреть большой материал в природе, причем создалось впечатление, что *C. geokczaica*, несомненно, одна из самых оригинальных форм, тесно связанная с *C. schuschaensis*; вследствие этого мы и назвали данный комплекс «*schuschaensis—geokszaica*». Однако, по правилу приоритета, ему, очевидно, придется присвоить винклеровское название *C. schuschaensis*, расширив диагноз вида и подчинив ему ряд форм, включая сюда и не совсем ясно выделенный *C. geokczaica* (тут необходим сбор обильного материала в лесах азербайджанских предгорий Большого Кавказа).

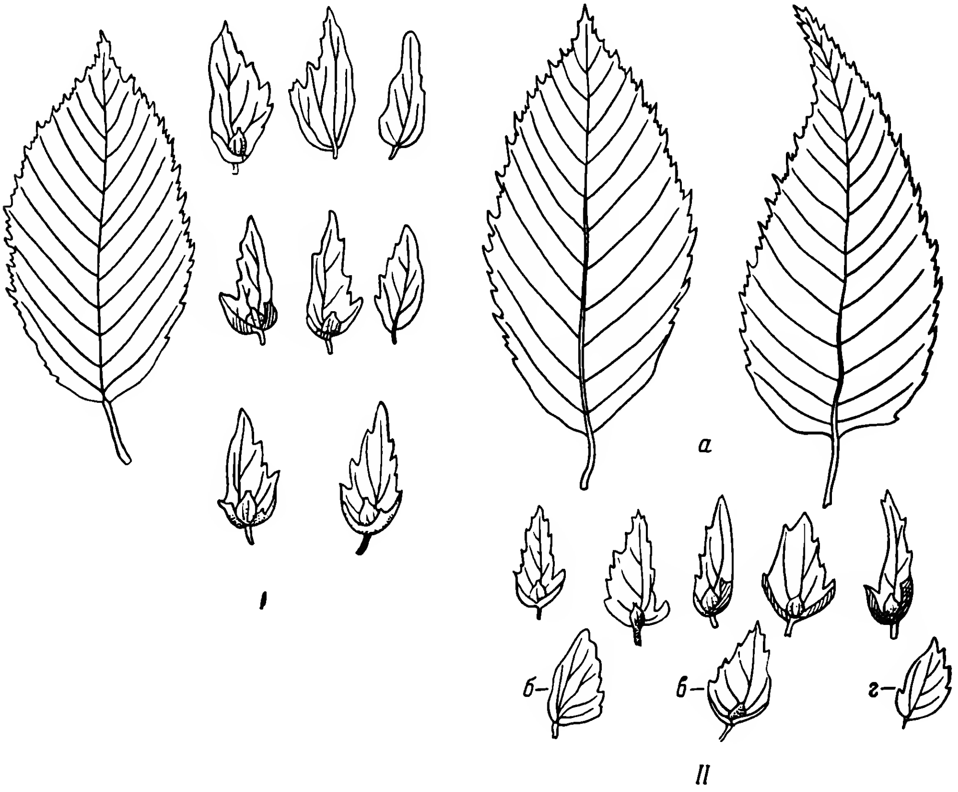


Рис. 1. Листья и формы плюски.

I — группа *Carpinus schuschaensis*; *II* — группа *C. laxiflora* (Восточная Азия). *а* — *C. laxiflora*; *б* — *C. loudoniana*; *в* — *C. pubescens*; *г* — *C. austro-sinensis*.

Теперь несколько слов о сходстве шушинского граба (в указанном, более широком смысле) с восточноазиатскими видами. По плюске, а отчасти и железисто-точечным орешкам, он почти не отличим от некоторых форм *C. laxiflora* Blume, *C. pubescens* Burkill, *C. loudoniana* H. Winkler (рис. 1). Однако *C. laxiflora* отличается от *C. schuschaensis* более резко оттянутым в острие кончиком листа (хотя и не у всех просмотренных нами в гербарии Ботанического института АН СССР экземпляров), а также судя по описаниям, более светлой корой. *C. pubescens* также очень схож с шушинским грабом и плюской, и листьями (к сожалению, мы видели там же лишь очень скудный материал). *C. loudoniana* в не меньшей степени похож на него листьями и плюской, очень напоминающей почти цельнокрайную плюску *C. geokczaica*. Во всяком случае форма плюски, характерная для *C. schuschaensis*, встречается в различных вариантах, повторяя серию ее изменчивости у восточноазиатских видов граба. В связи с этим можно предположить, что *C. schuschaensis* имеет с ними родство, как древняя изолированная форма с разорванным ареалом типа ареала хурмы и других третичных реликтов (Кавказ — Восточная Азия). Конечно, дело систематиков уточнить диагноз полиморфного *C. schuschaensis* и выделить его в «чистом виде», т. е. его наиболее чистые, древние формы, и провести квалифицированное сравнение с восточными грабами. Для выяснения наличия форм грабов на Кавказе ценной была работа А. Л. Ахундова (1948, 1959), одного из немногих современных ботаников, уделивших внимание эндемичным таксонам азербайджанских грабов. Однако, чтобы с уверенностью разрешить некоторые вопросы, необходимы, как нам кажется, еще дальнейшее систематическое изучение в поле, обильно собранный материал, обработанный статистическими методами, и эколого-географический анализ. Мы же хотели здесь лишь обратить внимание более широкого круга ботаников на изложенные выше интересные вопросы систематики и географии грабов.

Еще нам хотелось бы поделиться полевыми впечатлениями об экологии шушинского граба (в широком понимании), поскольку таких сведений в литературе мало и даже краткие данные могут представлять интерес. Ниже приведено очень сжатое описание местообитаний и ценозов с шушинским грабом в двух посещенных нами пунктах азербайджанского Большого Кавказа, в районах Куткашéна и Кахи.

В районе Куткашéна (город у подножия Главного хребта) мы исследовали растительность в горах по течению р. Демирапаранчая и затем поднялись по правому притоку этой реки до маленького горного села Дуруджá. В долину этого притока впадают в свою очередь несколько мелких потоков. В верхнем течении одного из таких потоков с левой стороны долины на высоте около 1350 м находится циркообразное расширение с крутыми скалистыми склонами, поросшее почти чистым древостоем из шушинского граба. Еще ниже по течению этого потока в мезофильном смешанном «ущельном» лесу, состоящем преимущественно из *Fagus orientalis*, *Tilia caucasica*, *Acer laetum*, *A. trautvetteri* (занос с верхней границы леса), *Ulmus laevis*, *Sorbus graeca*, *Taxus baccata*, встречается одиночно и *Carpinus schuschaensis*. В тени леса из кустарников растут лишь *Lonicera caucasica*, *Rubus caucasicus* (стелящийся и, обычно, стерильный), из лиан — плющ *Hedera pastuchowii*. Из травянистых и кустарничков многочисленны папоротники — *Polystichum lobatum*, *Droypteris filix-mas*, *Scolopendrium vulgare*, а на склонах — *Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes*, *Nephrodium lonchitis*, *Polypodium vulgare* и др.; о мезофильных условиях этих сообществ свидетельствуют и обычные растения тенистых лесов Кавказа — *Asperula odorata*, *Salvia glutinosa*, *Polygonatum polyanthemum*, *Geranium robertianum*, *Primula macrocalyx*, *Valeriana tiliaefolia*, *Mycelis muralis*, *Epipactis latifolia*, *Poa nemoralis*.

По дну долины, полном каменистых селевых наносов, встречаются островки древесной растительности; она борется с постоянным заваливаньем камнями, но обеспечена в основном круглый год достаточно влажным субстратом. В этих островках господствуют *Populus nigra*, *P. hybrida*, *P. alba*, *Salix caprea*, *S. aurita*, *Betula litwinowii* (?); отмечена и примесь других пород — *Ulmus scabra*, *Acer laetum*, *A. trautvetteri*, а также *Carpinus schuschaensis*.

В упомянутом выше расширении долины на высоте 1350 м на освещенных теплых склонах мы обнаружили термофильное сообщество, которое с правом можно было бы назвать Carpinetum schuschaense. В связи с беспорядочным скалистым рельефом с блоками и осыпями это сообщество имело довольно «разбитый» и пестрый характер и не носило, к сожалению, хорошо выраженных фитоценотических черт, но по своему составу оно было очень интересно, и мы приводим здесь краткий перечень отмеченных видов. Господствует корявый, часто кустообразный, богато плодоносящий шушинский граб, достигающий иногда высоты 10 м. Он образует редкий светлый полог с сомкнутостью около 0.5. Из других древесных и кустарниковых пород мы находим здесь лишь как примесь *Quercus macranthera*, *Sorbus torminalis*, *S. caucasigena*, *Acer laetum*, *A. traut-*

vetteri, кустарники *Lonicera caucasica* и *Rosa* sp.; но особый интерес представляет присутствие в сообществе на этой высоте таких термофильных видов субсредиземноморского характера, как *Colutea orientalis*, *Cotinus coggygria*, *Juniperus oblonga*, *Sorbus graeca*. Состав травянистых и кустарничковых видов в этом сообществе также не имеет определенного фитоценотического «лица», но очень интересен. Наряду с видами каменистых местообитаний — *Scutellaria orientalis*, *Scrophularia saxatilis*, *Rhaponticum pulchrum*, *Astragalus* sp. (sect. *Tragacanthae*), здесь произрастают на слабо затененных щебнистых местах целые заросли эндемичного кустарничка из сем. сложноцветных с серо-серебристыми листьями — *Kemulariella rosea* и элементы сухих лугов — *Helictotrichon pubescens*, *Bromus variegatus*; встречаются и чисто лесные (неморальные) и опушечные растения — *Brachypodium sylvaticum*, *Teucrium chamaedrys*, *Heracleum* sp., *Campanula* aff. *trachelium* и др. Сомкнутость травяного яруса неравномерна и обусловлена блоками скал, камней и осыпями. Таково местонахождение шушинского граба у Дуруджи́ и над Куткашёном.

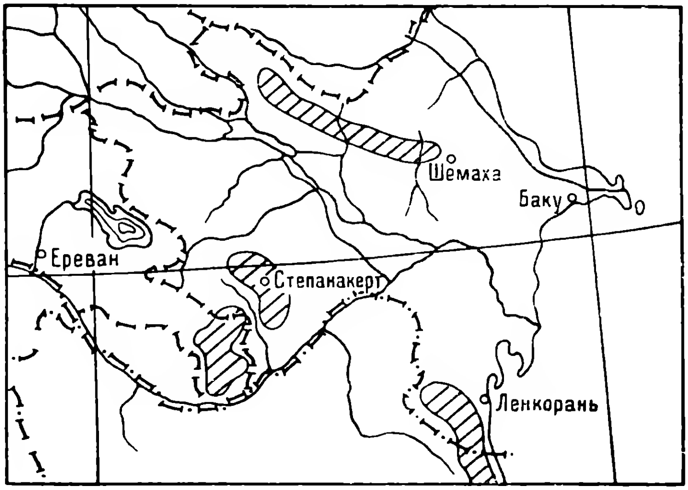


Рис. 2. Схематическая карта распространения граба шушинского *Carpinus schuschaensis* H. Winkler на Кавказе.

Второй отмеченный нами участок с обильным распространением этого граба находится несколько западнее, также на склонах Большого Кавказа, в долине р. Курмухчай, на высоте 600—800 м над ур. м. между населенными пунктами Кахи и Илису (ближе к Кахи). На склонах восточной экспозиции этой долины растут дубово-грабовые леса, в которых особенно сильно выражено видовое и формовое разнообразие грабов. Несмотря на оживленный транспорт и выпас в долине, где проходит шоссе, лес местами сохранился еще достаточно хорошо. В древостое этого леса преобладают дуб грузинский и виды граба *Carpinus betulus*, *C. schuschaensis* и *C. orientalis*. Судя по разнообразию форм, они, по-видимому, скрещиваются между собой. *C. betulus* распространен в верхнем ярусе, вместе с дубом, во втором — *C. schuschaensis* (выходящий иногда и в верхний ярус), а в высоком подлеске — *C. orientalis*. Менее значительное участие в древостое принимают *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Juglans regia* (возможно, автохтонный). Довольно густой подлесок состоит, кроме обильного грабинника, из *Mespilus germanica*, *Cornus mas*, *Crataegus pentagyna*, *Ligustrum vulgare*. Лианы представлены густыми зарослями *Smilax excelsa*, *Clematis vitalba* и *Rubus* spp. div. Прогалины и порубки при содействии выпаса зарастают травостоем из бородача — *Andropogon ischaemum*, как обычно бывает в этом поясе. Почва бурая лесная, местами с обильным скелетом. Таковы общие черты посещенных нами в этой области местонахождений.

Как вытекает из обзора литературных источников и собственных наблюдений автора, граб шушинский, являющийся по определению А. А. Гроссгейма (1945) «элементом гирканским с иррадиациями», имеет следующее распространение (рис. 2). Он произрастает в Азербайджане на южных макросклонах Большого Кавказа, по-видимому, от района Кахи на западе до района Шемахи на востоке; в Нагорном Карабахе (откуда и описан); в горах Талыша; в юго-восточной Армении, в Зангезуре, в районах гг. Горис, Кафан и Мегри (Мулкиджанян, Флора Армении, 1962), а за границами СССР — в провинции Гилян Северо-Западного Ирана. Однако в гербарии Ботанического института АН Грузинской ССР в Тбилиси нами были отмечены экземпляры граба (с листьями крупными, как у древесных грабов) с признаками плюски, очень схожими с таковыми у *C. schuschaensis*; один экземпляр из Теберды («У Клухори, с правого берега р. Теберды»), собранный Л. М. Кемулария-Натадзе и определенный Д. И. Сосновским как форма кавказского граба, а другой — из Боржоми, с неясными данными. Трудно составить определенное мнение на основании этого скудного материала, но следует обратить внимание на формы граба в этих двух районах.

Что касается вертикального распространения этого вида, то он был отмечен на Большом Кавказе и в Нагорном Карабахе в нижнем горнолесном поясе; однако, по нашим наблюдениям, он поднимается во всяком случае на Большом Кавказе — до 1350 м. Еще большей высоты этот граб, естественно, достигает в более южном районе Талыша, где, по данным И. С. Сафарова (1965), растет и на высоте 1700—1750 м вместе с *Quercus castaneifolia*, *Q. macranthera*, *Q. iberica* и другими видам; той же высоты он достигает и в юго-восточной Армении (Флора Армении, 1962). Таким образом, нижняя его граница не спускается, по-видимому, ниже 300 м, а верхняя достигает, возможно, и 1800 м. Отметим, что и в Китае (судя по этикеткам коллекторов в гербарии Ботанического института АН СССР) грабы из группы *C. laxiflora*, близкой к *C. schuschaensis*, произрастают в тех же вертикальных пределах — от 300 до 1500 м. Встречается шушинский граб преимущественно в ассоциациях дубово-грабовых лесов, чаще всего в сочетании с дубами грузинским или восточным (*Q. iberica*, *Q.macranthera*), заходя иногда и в буковые леса сухих вариантов. Нельзя не отметить широкую экологическую амплитуду вида, произрастающего на Кавказе, как на сухих скалистых местообитаниях, так и в узких долинах с избытком грунтовой и воздушной влаги. Такая широкая возможность приспособления к различным (в отношении влаги и тепла) условиям среды и помогла, очевидно, многим третичным реликтам дожить до нашей эпохи.

Подводя итог всему сказанному, можно заметить, что пока бесспорна лишь связь шушинского граба с районами распространения третичнореликтовых сообществ Восточного Кавказа, а также его неожиданное сходство с одной из дальневосточных групп грабов.

Не претендуя на полную эколого-географическую или систематическую характеристику этого интересного вида, мы в настоящей статье хотели лишь обратить внимание на необходимость его более подробного и всестороннего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Ахундов А. Л. (1948). О внутривидовой систематике кавказских грабов. Изв. АН АзербССР, 5 — Ахундов А. Л. (1950). Систематика и география кавказских грабов. Тр. Инст. бот. АН АзербССР, 15. — Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, 3, р. *Carpinus*. — Дендрофлора Кавказа. (1961). 2. — Деревья и кустарники. (1951). 2, р. *Carpinus*. — Радде-Фомина О. (1929). До питания систематики роду *Carpinus* в межах СРСР. Тр. Фiз.-Мат. Вiдд. Всеукр. Акад. наук, 15, 1. — Сафаров И. С. (1965). Лесная растительность высокогорных районов Талыша и ее фитоценотические особенности. Изв. АН АзербССР. сер. биол., 5. — Флора Азербайджана. (1952). 3, р. *Carpinus*. —

Флора Армении. (1962), 4, p. *Carpinus.* — Флора СССР. (1936), 5, p. *Carpinus.* — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. — Redder A. (1955). Flora of China. — Winkler H. (1904). Gen. *Carpinus.* Pflanzenreich, 4, 61, 19.

Институт географии
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 14 V 1973.

УДК 581.9 : 582.998 (47)

Г. Е. Сафонов

HYALEA PULCHELLA (LEDEB.) C. KOCH В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

G. E. SAFONOV. *HYALEA PULCHELLA* (LEDEB.) C. KOCH (*COMPOSITAE*) IN THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Небольшой однолетник из сем. *Compositae* — *Hyalea pulchella* (Ledeb.) C. Koch описан из Восточного Казахстана (окрестности оз. Зайсан). В пределах Советского Союза произрастает также на Кавказе (Южное Закавказье, Талыш) и в Сердней Азии (все районы). Он приурочен к каменистым склонам, осыпям, скалам, иногда встречается на песках (Флора СССР, 1963). В «Иллюстрированном определителе растений Казахстана» (1972), где это растение названо *Centaurea pulchella* Ledeb., в его ареал включен также весь пустынный Казахстан. Для европейской части СССР *H. pulchella* до сих пор не приводилась («Флора СССР», 1963; «Определитель высших растений европейской части СССР», 1957; Маевский, 1964; «Сложноцветные Северного Прикаспия», 1966, и др.).

Изучая флору Астраханской области, мы совместно с лаборантом кафедры ботаники Астраханского педагогического института Р. М. Саниной в течение нескольких лет (1971—1973 гг.) неоднократно находили этот вид в большом количестве на территории Астраханских (Приволжских) песков. Заросли *H. pulchella* обнаружены по правобережью Волги от пос. Стрелецкий Наримановского района до сел. Замьяны Енотаевского района на протяжении более 50 км. Кроме того, имеется гербарный материал по этому виду с песков Красноярского района Астраханской области, однако в достоверности его мы не вполне уверены.

В Среднеазиатском секторе гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР имеется много гербарных экземпляров *H. pulchella*, собранных различными авторами на территории пустынного Казахстана. Наиболее западное (ближайшее к местам наших находок) местонахождение этого вида — окрестности пос. Ганюшкино Гурьевской области, где он собран Н. Кириченко в 1925 г.

В обнаруженных нами местонахождениях основными местообитаниями *H. pulchella* являются заросшие, слегка уплотненные и бугристые пески. Наиболее распространен он среди джузгунников с *Calligonum aphyllum*, песчанополынников с *Artemisia arenaria*, а иногда среди белополынников с *A. lercheana*. В местах произрастания *H. pulchella* довольно часто встречаются *Tamarix ramosissima*, *Agropyron sibiricum*, *Euphorbia seguieriana*, *Centaurea arenaria*, *C. adpressa* и др. Синузию эфемеров составляют *Anisantha tectorum*, *Secale silvestre*, *Alyssum desertorum*, *Crepis tectorum* и некоторые другие виды.

Проникновение *H. pulchella* в район Нижней Волги представляется нам следующим образом. Еще в период отступления Хвалынского моря, возможно с плейстоцена, началась активная миграция пустынных элементов ирано-туранского и арало-каспийского происхождения на Прикаспийскую низменность. В пустынных районах Прикаспия мигранты не встречали существенных преград; наоборот, комплекс экологических факторов (климатические, эдафические и др.) способствовал закреплению и на новом месте.

Таким образом, наша находка говорит о том, что *H. pulchella* встречается в СССР не только на Кавказе и в Средней Азии, но заходит также в пустынные районы Нижней Волги.

ЛИТЕРАТУРА

Иванов В. В. (1966). Сложноцветные Северного Прикаспия. Матер. по флор и растит. Северного Прикаспия, 2, 3. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средне полосы европейской части СССР. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1957 Определитель высших растений европейской части СССР. — Флора ССС (1963). 28.

Астраханский
педагогический институт.

Получено 3 VII 1973.

УДК 582.635.1 (574.4

В. П. Голоскоков

ЕЩЕ РАЗ О КАРКАСЕ *CELTIS CAUCASICA* WILLD. В ДЖУНГАРСКОМ АЛАТАУ

V. P. GOLOSKOKOV. ONCE MORE ABOUT THE HACKBERRY *CELTIS CAUCASICA* WILLD. IN JUNGARSK ALATAU

Во время экспедиционных исследований 1955 года нами было установлено (Голоскоков, 1957, 1963), что каркас кавказский *Celtis caucasic* Willd. в Джунгарском Алатау находится на крайнем северо-восточно пределе своего ареала; здесь он встречается только в его юго-западны отрогах — в низкогорьях Чулак, в четырех смежных ущельях, примыкающих к каньону р. Кзыл-Аус, где его заросли представлены наиболее полн Установлено также, что именно здесь находится изолированный, сильн обедненный рефугиум каркаса кавказского (и некоторых других ксерофитных элементов флоры третичного периода), отделенный от основно части ареала несколькими сотнями километров. В указанной статье (Голоскоков, 1957) мы коснулись вопроса о массовой гибели каркаса кавказског в наиболее холодные годы. Была высказана мысль, что массовая гибель южных пород (к которым относится каркас кавказский) на северном предел их распространения — явление довольно обычное и периодически повторяющееся через различные промежутки времени — от 5(10) до 15(70) лет Массовая гибель растений происходит, когда в данной местности наблюдаются критические для них низкие температуры зимой, а также при неблагоприятных погодных условиях предыдущего и последующего вегетационных периодов.

Мы попытались проверить это предположение, вторично посетив ущель Кзыл-Аус в 1971 г., через 16 лет после первого посещения, и побыва на месте гибели когда-то цветущих рощ каркаса кавказского.

В указанной статье (Голоскоков, 1957) описывается характер повреждения каркаса кавказского низкими температурами зимой 1952/53 г Почти все взрослые деревья в ущелье Кзыл-Аус погибли и имели сухи стволы без листьев; только на некоторых деревьях наблюдалось развити слабых веточек с недоразвитыми листьями, впоследствии также погибшими. Налицо была массовая гибель всего лесного массива каркас в Джунгарском Алатау. Однако гибель деревьев была неполной. Хорош сохранились корневые системы и наблюдалось массовое порослевое возобновление. От погибших деревьев развивалось по нескольку стволиков встречался также в небольшом количестве двух- трехлетний семенной под рост, находившийся в то время под снеговым покровом. Все это говорило о том, что заросли каркаса кавказского в горах Джунгарского Алатау не должны исчезнуть и в дальнейшем полностью восстановятся, приняв первоначальный облик разрозненных рощ (как это наблюдалось до катастрофы). Можно было предположить (что и подтвердилось в дальнейшем), что это не первый случай катастрофической гибели каркасников в Джунгарском Алатау, а закономерное явление на северном пределе его ареала.

Бездорожье и слабая доступность указанного лесного массива, его удаленность от крупных населенных пунктов и отсутствие пожаров — все это способствовало сохранению указанного массива в течение прошедшего периода. Погибшая древесина оставалась на месте, сгнивала, а массив каркасников постепенно восстанавливался. Все это мы зарегистрировали при вторичном посещении ущелья Кзыл-Аус в 1971 г. Старые погибшие стволы деревьев диаметром до 12 см уже не стояли, как раньше, а полусгнившие лежали на земле, скрываемые кустарником и травостоем. От мелких ветвей и большинства довольно крупных стволиков не осталось и следа. Лишь наиболее крупные стволы деревьев еще догнивали на поверхности почвы. Весь лесной массив был зеленым и пышно вегетировал, но насаждения были паркового типа, они не имели сомкнутого полога. Лежавшие на земле стволы были скрыты от глаз обильно разросшимся кустарником, особенно по дну ущелья. Лишь на склонах местами можно было наблюдать отдельные самые крупные поваленные, лишенные коры, но еще не полностью сгнившие стволы деревьев. Одновозрастный подрост, как и следовало ожидать, был порослевого происхождения (группами по 3—8 стволов); он наблюдался везде и был очень обильным. Его возраст не превышал 18—19 лет. Одновозрастность зарослей каркаса кавказского в Джунгарском Алатау объясняется одновременной гибелью всех деревьев зимой 1952/53 г. и последующим массовым порослевым возобновлением их (см. рисунок). Таким образом, за прошедший период (1953—1971 гг.) заросли каркаса кавказского в ущелье Кзыл-Аус полностью восстановились и не отличались от зарослей, описанных нами ранее.

18-летняя поросль каркаса *Celtis caucasica* Willd. в горах Чулак в ущелье Кзыл-Аус, появившаяся после гибели деревьев в 1953 г. Фотография автора, 1971 г.

Итак, вторичное посещение этих мест в 1971 г., по прошествии 16 лет, полностью подтвердило наше предположение, «что заросли каркаса в отрогах Джунгарского Алатау через несколько десятков лет будут полностью восстановлены и не будут оличаться от зарослей каркаса, какими они были до их очередной гибели» (Голоскоков, 1957 : 40). Следовательно, древесные и кустарниковые породы, находящиеся на крайних северных пределах их ареалов, где температура нередко достигает критических для них значений, в определенных условиях могут полностью восстанавливаться.

ЛИТЕРАТУРА

Голоскоков В. П. (1957). Каркас кавказский в Джунгарском Алатау. Бот. ж., 52, 1. — Голоскоков В. П. (1963). *Celtis caucasica* Willd. Список растений гербария флоры СССР, издаваемого Ботаническим институтом имени В. Л. Комарова Академии наук СССР, XV, 86, № 4259.

Институт ботаники Академии наук
Казахской ССР,
г. Алма-Ата.

Получено 27 VII 1973.

УДК 502.7 : 58 (470.42

Ю. А. Пчелкин и Н. С. Раков

К ВОПРОСУ ОБ ОХРАНЕ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

YU. A. PCHYOLKIN AND N. S. RAKOV. ON THE PROBLEM OF CONSERVATION OF RARE AND DISAPEARING PLANTS IN THE FLORA OF ULYANOVSK DISTRICT

На основании собственных исследований, а также данных других авторов впервые для Ульяновской области приводится полный список растений, подлежащих охране, включающий 184 вида.

Растения и другие ботанические объекты объединены в 6 групп: растения реликтовых группировок — 25 видов; реликты зональных и азональных группировок — 42 вида; растения, находящиеся на границах ареалов, — 15 видов; виды, исчезающие в результате уничтожения фитоценозов, — 42 вида; редкие виды флоры области — 60 видов. Указываются конкретные ценозы для организации заповедников или заказников.

Дикорастущая флора[1] сосудистых растений Ульяновской области представлена 1294 видами (без учета заносных, одичавших и культурных), объединяемых в 492 рода и 106 семейств. Из них 184 вида (14.2%) являются редкими, нуждающимися в охране. Необходимость охраны редких растений на территории нашей области усугубляется и тем, что около 33% их состава находится на границах своих ареалов и встречается только в отдельных, порою очень удаленных друг от друга пунктах. Примерами таких растений могут служить *Juniperus communis*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Cacalia hastata*, *Picea abies*, *Digitalis grandiflora*, *Dentaria quinquefolia* и целый ряд других. Местонахождение *Polypodium vulgare*, *Pulsatilla pratensis*, *Colpodium humile* ограничивается всего лишь одним пунктом.

Редкая встречаемость отдельных видов Ульяновской флоры отмечается во многих сводках и отдельными ботаниками (Флора СССР, 1934—1964; Калинин, 1951; Маевский, 1964; Терехов, 1969; Травянистые растения СССР, 1971; Пчелкин и Раков, 1972, и др.). Но, к сожалению, ни один вид растений флоры Ульяновской области не взят под защиту закона, хотя ботаники Ульяновского отделения Всесоюзного ботанического общества неоднократно высказывали эту мысль. Некоторым редким растениям угрожает полное исчезновение, если в дальнейшем не будут приняты соответствующие меры к обеспечению их сохранности. Это в первую очередь относится к красивоцветущим растениям: *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Platanthera bifolia*, *Gladiolus imbricatus*, *Paenoia tenuifolia*, *Scilla sibirica*, *Tulipa quercetorum* и другим лилейным; к растениям торфяных болот: *Oxycoccus quadrepetalus*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia* и особенно к *Vaccinium uliginosum*.

---

[1] Латинские названия растений приводятся в соответствии с 9-м изданием «Флоры средней полосы» П. Ф. Маевского (1964).

Встречаемость красивоцветущих растений Ульяновской флоры резко понижается из-за беспорядочных массовых сборов для продажи, а *Paeonia tenuifolia*, ранее указывавшийся в Ульяновском и Сенгилеевском районах (Маевский, 1964), здесь полностью уничтожен и сохранился лишь незначительными популяциями в Радищевском, Павловском и Старокулаткинском районах.

Растения и другие ботанические объекты объединены нами в 6 групп. В зависимости от встречаемости и значения в каждой из них выделены растения, подлежащие полной охране или заповедованию (они обозначены в тексте звездочкой). Все остальные виды подлежат частичной охране.

I. Виды реликтовых группировок

1. Растения сфагновых болот: **Andromeda polifolia*, **Betula humilis*, **Calamagrostis neglecta*, **Drosera rotundifolia*, **Ledum palustre*, **Liparis loesellii*, **Oxycoccus quadripetalus*, **Rhynchospora alba*, **Salix lapponum*, **Scheuchzeria palustris*, **Vaccinium uliginosum*.

2. Растения лесов таежного типа: **Athyrium crenatum*, **Calluna vulgaris*, *Carex wiluica*, **Circaea alpina*, **C. lutetiana*, **Hypopitys monotropa*, **Juniperus communis*, **Lycopodium annotinum*, **L. clavatum*, **L. complanatum*, **Moneses uniflora*, **Oxalis acetosella*, **Picea abies*, **Pyrola minor*.

II. Реликтовые виды зональных и азональных группировок

1. Растения сосново-широколиственных и широколиственных лесов: **Botrychium lunaria*, **Bupleurum aureum*, **Daphne mezereum*, *Dentaria quinquefolia*, **Digitalis grandiflora*, **Festuca altissima*, *F. gigantea*, *Geranium robertianum*, *Laser trilobum*, *Melica altissima*, **Ophioglossum vulgatum*, **Polypodium vulgare*, *Scutellaria altissima*, *Zerna benekenii*.

Перечисленные виды (гр. I, 1, 2) на территории Ульяновской области находятся на южной границе ареала, которую условно можно провести по Старомайнскому и Инзенскому районам. Как правило, виды (гр. II, 1) имеют дизъюнкции в Заволжье или же восточную границу в Ульяновском Предволжье.

2. Растения степей: *Astragalus albicaulis*, *Bupleurum falcatum*, *Clausia aprica*, *Crambe tatarica*, *Diplotaxis muralis*, **Ephedra distachya*. *Euclidium syriacum*, *Eurotia ceratoides*, **Globularia willokommii*, *Goniolimon elatum*, *Gypsophila altissima*, *Hedysarum gmelinii*, *H. grandiflorum*, *H. razoumovianum*, *Helianthemum cretaceum*, *H. nummularium*, *Limonium gmelinii*, *Linum ucrainicum*, *Minuartia setacea*, *Mollugo cerviana*, *Onosma polychromum*, *Polygala hybriba*, *P. sibirica*, *Salvia nutans*, *Thymus cretaceus*.

3. Растения водоемов: **Acorus calamus*, **Salvinia natans*, **Trapa natans*.

III. Растения, находящиеся на границах своих ареалов [1]

1. Растения на северной и северо-западной границах своих ареалов: *Artemisia lercheana*, *A. monogyna*, *A. nitrosa*, *A. salsoloides*, *Corispermum hyssopifolium*, *Euphorbia uralensis*, *Koeleria sclerophylla*, *Oxytropis floribunda*, *O. spicata*, *Stipa sareptana*, *S. zalesskii*, *Thymus pallasianus*.

2. Растения на восточной и юго-восточной границах своих ареалов: *Jasione montana*, *Salvia pratensis*, *Succisa pratensis*.

IV. Растения, исчезающие в результате уничтожения фитоценозов

1. Степные виды: *Adonis vernalis*, **Amygdalus nana*, *Astagalus brachylobus*, *A. cornutus*, *A. helmii*, *A. henningii*, *A. pseudotataricus*, *A. rupifragus*, *Dianthus rigidus*, *Ferula tatarica*, *Inula ensifolia*, *Iris pumila*, *Jurinea*

---

[1] Часть видов, находящихся на границах ареалов, вошла в другие группы.

eversmanii, *Nepeta ucrainica*, *Phlomis pungens*, *Prunus spinosa*, *Scabiosa isetensis*, *Stipa glabrata*, **S. pulcherrima.*

2. Виды, растущие на болотах: **Parnassia palustris*, *Salix myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia.*

3. Красиворастущие растения: *Aster amelloides*, **Cypripedium calceolus*, **C. guttatum*, *Epipactis atrorubens*, **Fritillaria meleagroides*, **F. ruthenica*, **Gladiolus imbricatus*, **Gymnadenia cucullata*, **G. odoratissima*, **Lilium martagom*, **L. pilosiusculum*, **Orchis baltica*, **O. fuchsii*, **Paeonia tenuifolia*, *Platanthera bifolia*, *Polemonium coeruleum*, **Pulsatilla pratensis*, **Scilla sibirica*, **Tulipa quercetorum*, *Verbascum phoeniceum.*

V. Редкие виды флоры области

Acer tataricum, *Achillea micrantha*, *Adonis aestivalis*, **A. wolgensis*, *Arabis gerardii*, *Atriplex oblongifolia*, *Briza media*, **Cacalia hastata*, *Chenopodium chenopodioides*, **Colpodium humile*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Crepis pannonica*, **Elytrigia trichophora*, *Equisetum ramosissimum*, *Euphorbia borodinii*, *E. cyparissias*, *E. esula*, *E. seguieriana*, *E. volgensis*, *Festuca orientalis*, *Filipendula stepposa*, *Galatella angustissima*, *Galium volgense*, *Hackelia deflexa*, *Isatis tinctoria*, *Lappula heteracantha*, *Linaria genistifolia*, *Lotus tenuis*, *Lycium barbarum*, *Melica transsilvanica*, *Melilotus dentatus*, **Nuphar pumilum*, *Ononis intermedia*, *Polygonum alpinum*, **Potentilla alba*, *P. heptaphylla*, **P. volgarica*, *Ranunculus pedatus*, *Ribes hispidulum*, *R. pubescens*, *Rindera tetraspis*, *Rubia tatarica*, *Rubus nessensis*, *Rumex marschallianus*, *Salicornia europaea*, *Saussurea salsa*, *Scorzonera hispanica*, **Scrophularia alata*, *Silaum silaus*, *Suaeda prostrata*, *Tanacetum kittaryanum*, *T. millefolium*, *T. sclerophyllum*, *T. uralense*, *Teucrium scordium*, *Thymus dubjanskyi*, *T. stepposus*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Zannichellia palustris.*

VI. Другие ботанические объекты

Баевское ископаемое дерево (род *Cupressinoxylon*) в верховьях р. Свияги Барышского района (Благовещенский, 1965).

Акшуатский лесной парк в с. Акшуат Барышского района.

Какие же пути возможны для сохранения редких растений Ульяновской флоры?

А. Создание заказников в местах сосредоточения редких растений: а) торфяные болота около с. Покровка и Ромадановские озера Сурского района; б) Светлое озеро Инзенского района, Светлое и Поганое озера в Барышском и Николаевском районах, Чекалинское озеро в Кузоватовском районе; в) меловые отвалы в окрестностях с. Сурулловка Новоспасского района и сохранившиеся степные участки у 2-го и 5-го отделений совхоза имени Крупской Мелекесского района; г) степные балки с *Paeonia tenuifolia*, *Fritillaria ruthenica* возле сёл Волчанка и Ореховка Радищевского района и Шиковка Павловского района; д) солонцовые ценозы в окрестностях рабочего поселка Новочеремшанск Новомалыклинского района.

Вопрос об организации заповедников и заказников неоднократно ставился ульяновскими ботаниками в соответствующих инстанциях.

Б. Привлечение к охране растительного мира широкого круга молодежи и школьников. С этой целью в марте 1973 г. по инициативе Ульяновского отделения ВБО была организована областная научно-практическая конференция учителей на тему «Роль школы в охране живой природы».

В. Введение в культуру наиболее ценных лекарственных, красивоцветущих и других редких видов, таких как *Paconia fenuifolia*, *Gladiolus imbricatus*, *Lilium martagon*, *Platanthera bifolia*, *Inula helenium*, *Adonis vernalis* и др.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В. (1952). Динамика растительности на меловых обнажениях Среднего Поволжья. Бот. ж., 36, 4. — Благовещенский В. В. (1953). Дикорастущие красильные растения Ульяновской области. Краеведч. записки,

1. — Благовещенский В. В. (1955а). Дикорастущие медоносные растения Ульяновской области. — Благовещенский В. В. (1955б). Естественные закрепители песков Среднего Поволжья и возможность их практического использования. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 6. — Благовещенский В. В. (1965). Баевское дерево. Природа, 6. — Калинин С. Д. (1951). О некоторых новых и редких видах флоры Среднего Поволжья. Охрана природы, 2. — Коржинский С. И. (1892). Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях. — (Коржинский С.). Korshinsky S. (1898). Tentamen florae Rossiae orientalis, id est provinciarum Kasan, Wjatka, Perm. Ufa, Orenburg, Samara partis borealis stque Simbirsk. — Лавренко Е. М. и А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1969). Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов. Бот. ж., 54, 8. — Левина Р. Е. и С. В. Голицын. (1953). Флора г. Ульяновска и его окрестностей, возможности ее использования. Краеведч. записки, 1. — Литвинов Д. И. (1895). Ботанические экскурсии в Сызранском уезде, II, 5. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Материалы по флоре и растительности СССР. (1963). 4. — Михеев А. Д. (1964). Флора и растительность Новоспасского и Радищевского районов Ульяновской области. Канд. дисс. М. — Михеев А. Д. (1968). Дополнения к флоре Ульяновской области. Бот. ж., 53, 5. — Пчелкин Ю. А. и Н. С. Раков. (1972). О флористической изученности Ульяновской области и новые данные о флоре этого региона. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1. — Раков Н. С. (1971). Новые и редкие флористические находки на территории Ульяновского и отчасти Куйбышевского Заволжья. Уч. зап. Ульяновск. пед инст., биология, 21. — Резолюция совещания по охране ботанических объектов. (1968). Бот. ж., 53, 8. — Спрыгин И. И. (1934). Выходы пород татарского яруса пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе кальцефильных растений. Сов. бот., 4. — Спрыгин И. И. (1941). Реликтовые растения Поволжья. Матер. по флоре и растит. СССР, 1. — Терехов А. Ф. (1969). Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. — Торфяной фонд РСФСР. Ульяновская область. (1948). — Травянистые растения СССР. (1971). — Флора СССР. (1934—1964). — Шустов В. С. (1971). Учет ценных ботанических объектов в Ульяновской области. В сб.: Вопросы охраны бот. объектов. — Veesenmeyer G. (1854). Über die Vegetationsverhältnisse an der mittlern Wolga.

Ульяновский государственный
педагогический институт.

Получено 3 IX 1973.

УДК 581.9 : 582.662 (575.4)

Г. С. Каленов и С. Д. Каршенас

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *SALSOLA ARBUSCULA* PALL. В ТУРКМЕНИИ

G. S. KALENOV AND S. D. KARSHENAS. DISTRIBUTION OF *SALSOLA ARBUSCULA* PALL. IN TURKMENIA

Рассматривается произрастание солянки деревцевидной *Salsola arbuscula* Pall. в зависимости от литоэдафических типов пустынь. Указаны границы районов ее распространения в Туркменистане. Приводится характеристика ее корневой системы в зависимости от эдафических условий.

Salsola arbuscula Pall. является одним из широко распространенных кустарников в пустынях Средней Азии и Казахстана, нередко выступая в роли эдификатора или соэдификатора в различных растительных сообществах. Она представляет собой сильно ветвистый низкорослый кустарник до 100 см высоты. Вегетация ее в Каракумах начинается обычно в конце марта—начале апреля при среднедекадной температуре воздуха 10—12° и при средней температуре почвы в слое 0—20 см 12—14°. Заканчивается вегетация в ноябре. Цветет и плодоносит солянка деревцевидная на пятом, чаще на седьмом году жизни (Ибрагимова, 1970).

Особенностям распространения этого кустарника, его биологии и экологии посвящено значительное число работ. Однако до сих пор нет еще точного представления о районах распространения *S. arbuscula* в пределах Туркмении. Из ряда работ (Шувалов, 1949; Рачковская, 1957; Родин,

1963) вытекает, что солянка деревцевидная связана со следующими местообитаниями: 1) мелкобугристые, уплотненные, слабозасоленные пески на границе с такырами (юго-запад Туркмении, Каракумы); 2) останцовые плато — кыры (район русла Узбоя, Заунгузье), сложенные верхнетретичными отложениями с серобурыми гипсоносными почвами легкого механического состава; 3) глинистые и засоленные межгрядовые понижения в песках Каракумов.

В данном сообщении показаны районы распространения *S. arbuscula* в Туркмении (рис. 1). Как видно из рис. 1, площади, занимаемые сообществами с участием солянки деревцевидной, весьма обширны, что говорит о широкой экологической амплитуде этого растения.

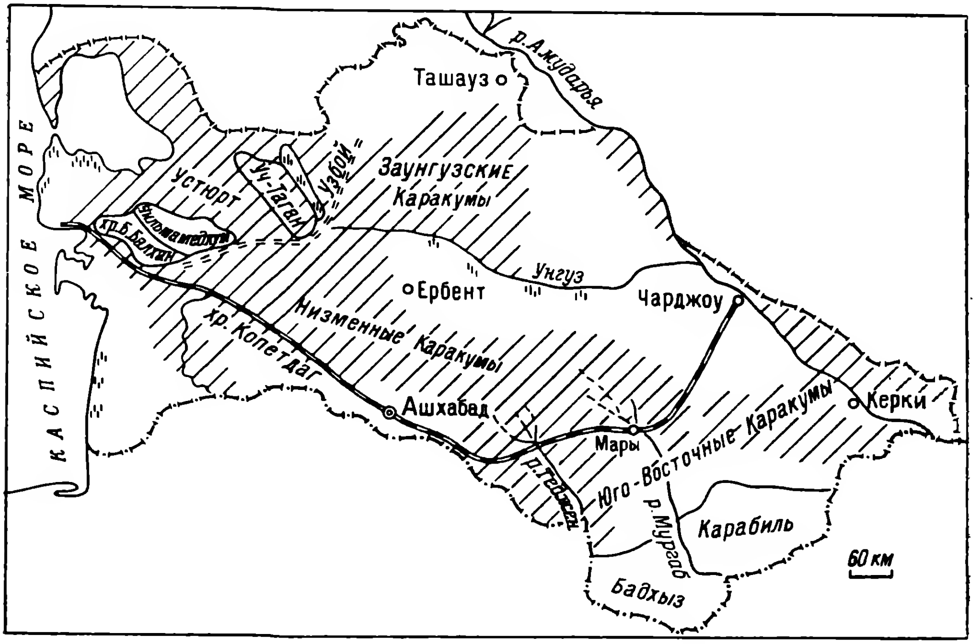


Рис. 1. Схема распространения *Salsola arbuscula* Pall. в Туркмении.

Косой штриховкой показаны районы распространения.

В зависимости от морфоструктурных особенностей и литоэдафических типов пустынь (Петров, 1968) можно выделить несколько районов произрастания солянки деревцевидной.

1. Низкогорья Западного Копетдага, Малого Балхана и Бадхыза в районе оз. Ер-Ойлан-Дуз, сложенные преимущественно соленосными глинами, суглинками и мергелями палеогена и неогена.

2. Щебнистые (кыровые), часто гипсоносные поверхности, развитые на плотных известковых породах неогена (Устюрт, Красноводское плато, Заунгузье).

3. Глинистые поверхности подгорных равнин Копетдага и Малого Балхана, аллювиальная равнина Низменных Каракумов и древние дельты рек Мургаба, Теджена.

4. Эоловые пески мощностью до 3 м, подстилаемые щебнистыми или глинистыми гипсоносными породами (встречаются в различных пустынных районах Туркмении).

В пределах низкогорий Западного Копетдага *S. arbuscula* в основном произрастает на глинах и мергелях нижнеобойской подсвиты палеогена, входя иногда в ранге субэдификатора в ассоциацию Ephedra intermedia — Artemisia ciniformis (табл. 1). Указанное растительное сообщество с участием солянки деревцевидной может служить весьма достоверным показателем нижнеобойской подсвиты обойской свиты палеогена, поскольку

ТАБЛИЦА 1

Состав растительных группировок с участием *Salsola arbuscula* в пределах низкогорий Копетдага

Вид	Высота, см	Диаметр куста, см	Обилие по Друде
Ephedra intermedia	30	30	cop$_{1-2}$
Artemisia ciniformis	40	30	cop$_1$
Zygophyllum atriplicoides	50	50	sol—sp$_1$
Salsola arbuscula	40	40	sp$_1$
Teucrium polium	20	10	sol
Reaumuria fruticosa	30	10	sol
Haplophyllum obtusifolium	—	—	sol
Atraphaxis spinosa	40	40	sol
Hulthemia persica	35	25	sol
Aellenia glauca	—	—	sol
Lactuca orientalis	—	—	sol
Jurinea antonovii	—	—	sol
Asparagus breslerianus	—	—	sol
Dianthus macronyx	—	—	sol—sp$_1$
Centaurea squarrosa	—	—	sol
Haplophyllum bungei	—	—	sol
Stipa szowitsiana	—	—	sol
Ferula kopetdagensis	—	—	sol
Tulipa sp.	—	—	sol

на других свитах и подсвитах палеогена (данатинская свита, верхнеобойская подсвита) растительность практически отсутствует, или же представлена только однолетними солянками и эфемеровыми злаками (эзетская, киндерлинская, котурская свиты).

Произрастание солянки деревцевидной и других многочисленных кустарников и полукустарников (табл. 1) на отложениях нижнеобойской подсвиты обусловлено незначительной засоленностью субстрата. Количество плотного остатка составляет в нем всего 0.23%, а содержание хлора 0.04%. Для сравнения укажем, что в толщах верхнего обоя и данатинской свиты, на которых растительность совершенно отсутствует, плотного остатка содержится соответственно 3.1 и 4.5%, а хлора 0.89 и 2.3%. В пределах Малого Балхана *S. arbuscula*, по-видимому, также приурочена к отложениям нижнеобойской подсвиты палеогена (Тарасов, 1954).

Весьма характерным местообитанием солянки деревцевидной являются глинистые (такыровидные) поверхности, занимающие значительные территории в пределах древних дельт и подгорных равнин Туркменистана. В этих условиях *S. arbuscula* предпочитает поселяться на глинистых почвах, которые по механическому составу относятся к легким и средним суглинкам.

На такыровидных почвах древней дельты реки Теджен *S. arbuscula* встречается совместно с *Artemisia kemrudica*, *Salsola gemmascens*, *S. orientalis*, *Ammothamnus lehmannii*, *Calligonum setosum*, *Aellenia subaphylla* var. *typica* и другими видами. В пределах древней дельты р. Мургаба этот кустарник произрастает чаще с *Haloxylon ammodendron* и *Artemisia turanica* var. *diffusa*.

На обширной территории аллювиальной равнины Низменных Каракумов (каракумская свита) *S. arbuscula* встречается на глинистых почвах лишь в ее западной части, где можно выделить два района произрастания этого кустарника. Первый из них расположен на юге аллювиальной равнины, в зоне развития солончаковых депрессий. Здесь *S. arbuscula* произрастает на глинистых участках, обрамляющих солончаковые впадины, а также на глинистых останцах (озерная фация), сохранившихся кое-где на днищах солончаков. В этих местообитаниях *S. arbuscula* образует растительные группировки совместно с *Artemisia kemrudica*, *A. santolina*, *Ephedra strobilacea*, *Salsola richteri*, *Astragalus* sp., *Climacoptera lanata*. Кроме перечисленных видов, на останцах иногда встречаются *Tamarix* sp. и *Haloxylon ammodendron.*

Второй район охватывает территорию, расположенную севернее солончаковой зоны, где чаще встречаются глинистые поверхности. Здесь *S. arbuscula* нередко выступает в роли эдификатора (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Состав растительных группировок с участием *Salsola arbuscula* на такыровидных почвах каракумской свиты

Вид	Высота, см	Диаметр куста, см	Обилие по Друде
Ephedra strobilacea	—	1.5	sol
Haloxylon ammodendron	—	1	sol
Salsola richteri	—	0.5	sol
S. arbuscula	—	0.7	sp$_{2-3}$
S. orientalis	—	0.3	sol
Artemisia santolina	—	0.4	sp$_1$
Matricaria lamellata	5	—	sol
Bromus tectorum	5	—	sp$_1$
Eremopyrum orientale	—	—	sol
Lappula semiglabra	7	—	sol
Meniocus linifolius	—	—	sol
Salsola praecox	—	—	sol
Consolida camptocarpa	—	—	sol
Haplophylum obtusifolium	—	—	sol
Dorema biloba	—	—	sol
Centaurea pulchella	—	—	sol
Ziziphora tenuior	—	—	sol
Leptaleum filifolium	—	—	sol
Koelpinia linearis	—	—	sol
Ceratocephalus falcatus	—	—	sol

Как уже отмечалось, *S. arbuscula* произрастает лишь на западе аллювиальной равнины Низменных Каракумов и совершенно отсутствует в ее центральной и восточной частях. Вообще для такыров восточной половины аллювиальной равнины характерны растительные группировки с другим флористическим составом. Это говорит о том, что в пределах обширной аллювиальной равнины, несмотря на ее единый генезис, существуют определенные разновидности глинистых поверхностей, причем растительность весьма четко фиксирует границы распространения этих разновидностей.

На щебнистых (кыровых) поверхностях северо-западной Туркмении, главным образом в Устюрте, а также на останцовых плато (Эшек-Анкрен-Кыр, Туз-Кыр и др.) и кыровых грядах Заунгузья солянка деревцевидная встречается повсеместно. Здесь она приурочена к различным вариантам серобурых почв с характерным гипсовым горизонтом, расположенным на глубине 35—70 см (Родин, 1963). На щебнистых поверхностях, подстилаемых сарматскими известняками, *S. arbuscula* произрастает совместно с *S. orientalis*, *Anabasis aphylla*, *Salsola gemmascens*, *Artemisia kemrudica* и низкорослыми формами черного саксаула. На щебнистых почвах, связанных своим происхождением с заунгузской свитой (кыровые гряды западной половины Заунгузья), *S. arbuscula* встречается вместе с *Anabasis aphylla*, *Reaumuria oxyana*, *Artemisia badhysi* var. *arenicola*, *Salsola orientalis*, *Ferula assa-foetida.*

На кырах юго-восточной части Заунгузья, где развиты песчаные пустынные щебнистые почвы, лишенные гипсовых горизонтов, *S. arbuscula* не произрастает.

Из вышеизложенного видно, что *S. arbuscula* явно тяготеет к плотным субстратам. Однако наилучшие условия существования солянки деревцевидной создаются на песках мощностью до 3 м, подстилаемых более плотными породами. В подобных местообитаниях наблюдаются наиболее крупные экземпляры этого кустарника при значительной численности их на единицу площади. Здесь *S. arbuscula* чаще всего выступает в ранге эдификатора. Поэтому не зря *S. arbuscula* относят к факультативным псаммофитам (Коровин, 1961). Однако определяющим фактором произрастания солянки деревцевидной на песках мощностью до 3 м является не песчаный субстрат, а те породы, которые подстилают эти маломощные пески. Можно считать, что если в данной местности на глинистых или щебнистых поверхностях *S. arbuscula* отсутствует, то она не будет встречаться и на маломощных песках, покрывающих эти плотные поверхности.

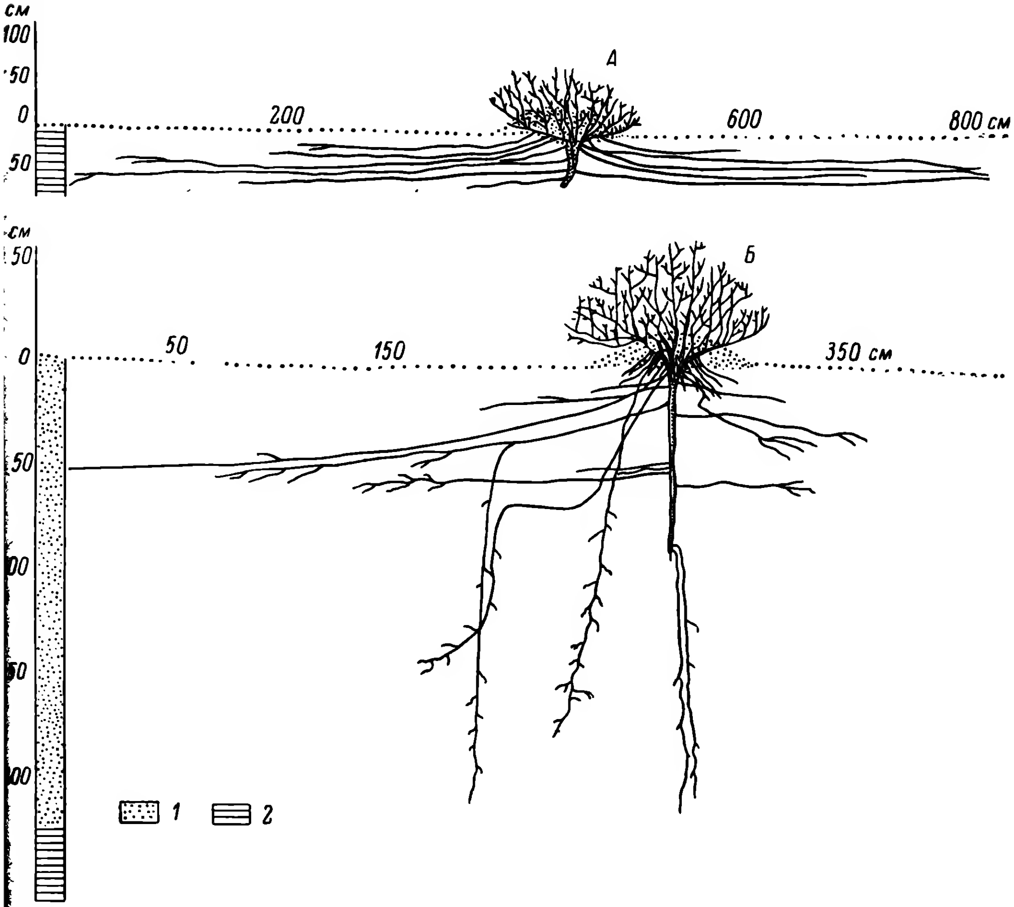


Рис. 2. Корневая система *Salsola arbuscula* Pall. в различных условиях местообитания.
А — корневая система на глинистых почвах; *Б* — на песчаных почвах; *1* — пески; *2* — глины.

В связи с генетическими особенностями пород, подстилающих пески, изменяется и видовой состав растений, сопутствующих *S. arbuscula*. Например, на маломощных песках, перекрывающих глинистые поверхности древней дельты р. Теджена в сообществах боялыча, можно отметить такие виды, как *Artemisia kemrudica*, *Ammothamnus lehmannii*, *Aellenia subaphylla*, *Salsola richteri*, *Calligonum setosum*. На подобных по мощности песках, развитых в пределах каракумской свиты (западная часть Низменных Каракумов), в группировках солянки деревцевидной встречаются *Artemisia santolina*, *Ephedra strobilacea*, *Salsola richteri*, *Calligonum setosum*. Влияние пород, подстилающих пески, отражается в первую очередь на изменении видового состава кустарников и полукустарников, поскольку их корневая система имеет контакт с этими породами и меньше сказывается на флористическом составе травянистых растений, преимущественно эфемеров.

В соответствии с особенностями местообитания у *S. arbuscula* наблюдаются различные типы корневых систем (рис. 2). На песках, мощностью до 3 м, подстилаемых плотными породами, у этого кустарника развита корневая система универсального типа; основная масса корней здесь расположена в верхнем (до 50 см) слое почвы. В этом слое корни распространяются преимущественно горизонтально. Другая часть корней проникает в глубь почвенного субстрата и может достигать плотных пород, выполняющих роль водоупора. Здесь влага сохраняется значительно дольше. В связи с изменениями режима влажности этих песков у *S. arbuscula* и выработался указанный тип корневой системы.

На глинистых участках у *S. arbuscula* образуется корневая система другого типа (рис. 2). Проникновению корней в глубь почвы препятствуют обычно плотные, сильно загипсованные глинистые горизонты.

Выводы

1. *Salsola arbuscula* в Туркмении встречается в различных природных районах, где произрастает на глинистых, щебнистых и песчаных почвах. Ее ареал охватывает примерно две трети территории республики.
2. В пределах низкогорий Западного Копетдага и Малого Балхана *S. arbuscula* встречается преимущественно на гипсоносных глинах, суглинках и мергелях нижнеобойской свиты палеогена.
3. В равнинной части Туркмении *S. arbuscula* характерна для многих глинистых поверхностей. Она произрастает на такыровидных почвах древних дельт рек Теджена, Мургаба в пределах западной части аллювиальной равнины Низменных Каракумов и на подгорных равнинах Копетдага и Малого Балхана. Однако этот вид не встречается на такыровидных почвах древнедельтовых отложений рек Амударьи и Атрека, а также в центральной и восточной частях аллювиальной равнины Низменных Каракумов.
4. В Устюрте и на останцовых плато Заунгузских Каракумов *S. arbuscula* в основном приурочена к щебнистым гипсоносным поверхностям, подстилаемым плотными сарматскими известняками.
5. В западной половине Заунгузских Каракумов этот кустарник обычен на щебнистых гипсоносных почвах, материнской породой которых служат песчаники заунгузской свиты, и отсутствует на кырах юго-восточной части Заунгузья, где развиты пустынно-песчаные незасоленные почвы.
6. В пустынных районах Туркмении *S. arbuscula* весьма характерна для эоловых песков мощностью до 3 м, подстилаемых щебнистыми или глинистыми гипсоносными породами. Определяющим фактором произрастания *S. arbuscula* на маломощных песках является не песчаный субстрат, а подстилающие их породы.

ЛИТЕРАТУРА

Ибрагимова С. Д. (1970). Рост и развитие органов полыни кемрудской (*Artemisia kemrudica* Krasch.) и боялыча (*Salsola arbuscula* Pall.) в связи с возрастом и метеорологическими условиями. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол., 3. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, кн. 1. — Османова Л. Т. (1962). К биологии и экологии боялыча Изв. АН КазССР, сер. бот. и почв, 1 (13). — Петров М. П. (1968). О классификации пустынь земного шара. Советские географы XXI Международному географическому конгрессу. Тез. докладов и сообщений. — Рачковская Е. И. (1957). К биологии пустынных полукустарников. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 2. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Тарасов Р. П. (1954). Растительность Малых Балхан. Тр. Инст. биол. АН ТуркмССР, II. — Флора СССР. (1936). VI. — Шувалов С. А. (1949). Почвенный покров Устюрта в пределах Кара-Калпакской АССР. В сб.: Устюрт Кара-Калпакской АССР, его природа и хозяйство.

Институт пустынь
Академии наук Туркменской ССР,
г. Ашхабад.

Получено 2 IV 1973.

УДК 582.675 : 575.12

В. С. Чупов

ГИБРИД *ANEMONE ALTAICA* × *A. URALENSIS*

V. S. CHUPOV. THE HYBRID *ANEMONE ALTAICA*×*A. URALENSIS*

На территории бореальной Европы часто в одних и тех же местообитаниях произрастают виды ветрениц двух групп родства. С одной стороны, это *Anemone nemorosa* L., *A. altaica* Fisch. и *A. trifolia* L., с другой — *A. ranunculoides* L. и *A. uralensis* Fisch. Виды этих двух групп достаточно далеки друг от друга и гибридное потомство их в высокой степени стерильно; однако гибриды первого поколения находили не однажды. Особенно часто отмечается гибрид между *A. nemorosa* и *A. ranunculoides*, получивший бинарное название *A. intermedia* Winkl. (=*A. seemeni* Camus), описанный также Шольцем (Scholz, 1899) и изданный в качестве эксиката С. И. Коржинским в 1900 г.

Коржинский (1893) описал также встреченный им в районе г. Казани гибрид между *A. altaica* и *A. ranunculoides.*

В 1971 г. нами в районе г. Красноуфимска Свердловской области, являющемся locus classicus для *A. uralensis*, были встречены растения, по внешнему виду промежуточные между этим видом и *A. altaica*. Ниже приводятся признаки всех трех форм.

A. altaica	*A. uralensis*	*A. altaica*×*A. uralensis*
Корневище цилиндрическое с хорошо выраженными острыми рубцами, светлое, почти белое	Корневище состоит из годичных веретеновидных участков, гладкое, темно-коричневое	Корневище бугристое с острыми рубцами; более темное, чем у *A. altaica*
Листья покрывала на длинных черешках	Листья покрывала сидячие	Листья покрывала на коротких черешках
Цветок один	Цветков большей частью два	Цветок один
Листочки околоцветника белые, в числе 7—11	Листочки околоцветника розовые, редко голубые, белые, в числе 5, изредка 6	Листочки околоцветника с верхней стороны белые с небольшой желтизной и розовой сыпью, снизу розовые, в числе (5) 6—8 (9)

По форме долей листа гибридные растения приближаются к *A. uralensis* (см. рисунок).

Гибридная популяция была обнаружена на поляне во вторичном мелколиственном лесу с преобладанием березы с примесью пихты, расположенном за полями селекционной станции на тяжелой глинистой почве, она образовала плотную группу растений на площади 15—20 м² в непосредственной близости от популяции *A. altaica*. Ближайшие популяции *A. uralensis* и *A. ranunculoides* находились от нее в 300—400 м лесного пространства. При осмотре на месте произрастания особое внимание привлекла странная окраска листочков околоцветника. На белом фоне были рассеяны пятнышки розового цвета диаметром в доли миллиметра; они имели вид неравномерно распределенной сыпи и в общей сложности покрывали около 50% площади листочков околоцветника. Растения представлялись сильно угнетенными. При культивировании в условиях Ленинграда растений, развившихся из собранных корневищ, размеры их значительно увеличились (см. рисунок, *а* и *б*), а розоватые пятнышки на верхней поверхности листочков околоцветника исчезли и окраска приобрела чуть желтоватый оттенок. Однако довольно интенсивная розовая окраска осталась на их нижней стороне. Желтоватая окраска, возможно, указывает на то, что в гибридизации участвовала не чистая *A. uralensis*, а ее гибриды с *A. ranunculoides*, широко распространенные в этом районе (см. также Коржинский, 1893).

Число листочков околоцветника у родительских видов и гибрида

Виды	Число листочков околоцветника							
	5	6	7	8	9	10	11	сумма
	число экземпляров							
Anemone altaica	—	—	3	14	24	8	3	52
A. uralensis	50	2	—	—	—	—	—	52
A. altaica × *A. uralensis*	2	16	66	45	?[1]	?	—	—

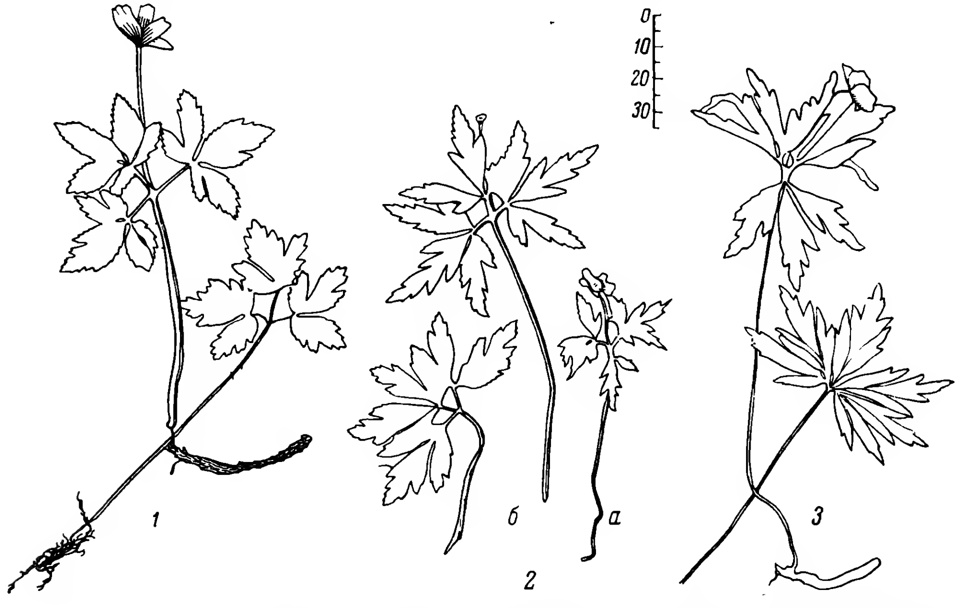
---

[1] Данные отсутствуют.

Нами были определены числа хромосом у гибрида *A. altaica*×*A. uralensis* и родительских видов — *A. altaica* и *A. uralensis* из этого же района. Оказалось, что во всех случаях 2n=32.

Особый интерес представляла регуляция у гибрида такого количественного признака, как число листочков околоцветника. Эти данные приведены в таблице.

К сожалению, из-за дефекта в полевом дневнике мы не можем привести данные по двум последним классам распределения признака у гибрида; однако модальные классы выявляются отчетливо — 9 чашелистиков у *A. altaica*, 5 — у *A. uralensis* и 7 — у гибрида. Из 50 просмотренных пыльцевых зерен гибрида все оказались сильно деформированными.



1 — *Anemone altaica*; *2* — гибрид *A. altaica* ×*A. uralensis*: *а* — из естественного местообитания, *б* — после двух лет культивирования в условиях Ленинграда; *3* — *A. uralensis*.

Таким образом, длина черешков, общая форма корневища и число чашелистиков у гибрида являются промежуточными по отношению к родительским видам. Из признаков *A. altaica* у гибрида доминируют острые рубцы листовых следов на корневище и одноцветковость, из признаков *A. uralensis* — форма долей листа.

Как выяснилось впоследствии, Н. А. Миняев наблюдал гибриды *A. uralensis*×*A. altaica* в этом же районе в 1943 г. (личное сообщение), но вследствие условий военного времени эти данные остались неопубликованными.

ЛИТЕРАТУРА

Коржинский С. И. (1893). Флора востока Европейской России. — Коржинский С. И. (1900). Список растений Гербария русской флоры, 2, 10, № 452. — Scholz I. B. (1899). Über den Formenkreis von *Anemone nemorosa* und *A. ranunculoides*. Deutch. bot. Monatsschrift, 17, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 24 VIII 1973.

УДК 582.662 : 581.524.34 (575.4)

А. Б. Георгиевский

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЧЕРНОСАКСАУЛЬНИКОВ В РЕПЕТЕКСКОЙ ДОЛИНЕ (ТУРКМЕНИЯ)

A. B. GEORGIEVSKY. THE RESTAURATION OF THE REPETEK *HALOXYLON AMMODENDRON* COMMUNITIES

В 1932 г. в Репетекской долине в Каракумах были начаты работы по изучению восстановления черного саксаула на вырубках. Для этого был заложен опытный участок размером 1 га. Наблюдения были продолжены в 1951 и 1961 годах. В 1970 г. автор статьи вновь провел учет и картирование древесно-кустарниковой растительности и травостоя. Численность популяции черного саксаула в 1970 г. превысила 700 особей, а общая сомкнутость деревьев и кустарников составила 0.35. Не подтвердились выводы ранее работавших исследователей о выпадении «подлесковых» кустарников из фитоценоза. Численность их за последние 10 лет даже возросла. Произошло восстановление травяного покрова, состоявшего из *Carex physodes*, однолетних солянок и эфемеров. Запас надземной массы травяного покрова составил в 1970 г. 90.6 кг/га. На значительной площади расселился мох *Tortula desertorum*, площадь пятен дефляции сократилась до 34 м^2. В результате структура фитоценоза приобрела ярусно-мозаичный характер. Сравнение с контрольным (не рубленным) участком черносаксаульника показало, что растительность на опытном участке восстановилась полностью.

Черный саксаул — ценная высокопродуктивная порода Средней Азии. Однако в результате длительной и чрезмерной эксплуатации черносаксаульники на больших площадях оказались уничтоженными и, несмотря на принимаемые меры, восстановлены далеко не полностью. Это отчасти обусловлено низкой приживаемостью черного саксаула при его посевах в песчано-пустынной зоне. В связи с этим работы по изучению восстановления древостоев саксаула начали проводиться уже давно.

Было установлено, что ассоциации черного саксаула на вырубках быстро восстанавливаются естественным путем, если обеспечен налет семян (Леонтьев, 1935, 1943, 1952; Михельсон, 1955; Курочкина, 1959). Ряд авторов (Дубянский, 1928; Федоров, 1929; Ольшевский, 1935; Новиков и Леонтьев, 1942; Леонтьев, 1949; Кокшарова, 1958; Пашковский, 1959, 1964, и др.) изучали процессы восстановления черносаксаульников, в особенности на ранних этапах. Вместе с тем остается еще много неясных вопросов в многолетней динамике черносаксаульников как сообществ; ответы на них могут быть получены только в результате длительных наблюдений за определенными участками фитоценозов. Такая возможность имеется на Репетекской песчано-пустынной станции, где есть опытный участок черносаксаульника размером 1 га, за которым длительное время ведутся наблюдения.

Участок располагается в Репетекской долине, протянувшейся в направлении с севера на юг вдоль полотна железной дороги. Заложенный в илаковом черносаксаульнике опытный участок находится в 1 км к северу от ст. Репетек, в 50 м от западного крутого склона барханной гряды и в 250 м к востоку от железной дороги (между этими ориентирами). Рельеф участка эолового происхождения, бугристый и крупнобугристый, со средним перепадом высот 2—3 м и с максимальным 4.9 м. Бугры вегетации под растениями слабо выражены, наибольших размеров они достигают под старыми зарослями эфедры. Почва песчано-пустынная, с незначительным содержанием гумуса и слабой расчлененностью на горизонты. Грунтовые воды при среднем уровне рельефа залегают на глубине около 6 м.

На этом опытном участке в 1932 г. В. Л. Леонтьев начал изучение восстановления древостоя черного саксаула. Для этого на участке в 1932 г. были вырублены деревья саксаула за исключением 30 семенных экземпляров. В 1951 г. Леонтьев (1952) провел учет древесно-кустарниковой растительности (табл. 1), после чего деревья саксаула вновь вырубили, за исключением 34 семенных особей и 51 особи ниже двух метров высоты. Необходимо отметить, что вырубался только черный саксаул, «подлесок» из кустарников оставался нетронутым. Таким образом, воздействие на различные виды растений на участке было неодинаковым. Как будет показано ниже, в дальнейшем это могло способствовать росту численности популяций этих кустарников. В 1961 г. Н. Ягдыев (1963) снова закартировал древесно-кустарниковую растительность, состоявшую из *Haloxylon ammodendron*, *Ephedra strobilacea*, *Salsola richteri* (табл. 1).

В конце весны 1970 г. мы продолжили наблюдения за растительностью опытного участка. Наш метод в общем повторял метод вышеуказанных исследователей; в основу были положены сплошной пересчет и детальное картирование растительности в масштабе 1 : 100. У всех деревьев и кустарников определялись их размеры, а также жизненность по состоянию вегетативной сферы: отличная — растения без сухих веток, хорошая — сухих веток 15—20%, удовлетворительная — сухих веток до 40%, неудовлетворительная — более 40%, сухое растение — засохшее. Кроме того, на опытном участке был закартирован весь травяной покров — важный показатель развития фитоценоза.[1] Точно так же была учтена древесно-кустарниковая растительность на рядом расположенном (к северу от опытного) контрольном участке, на котором не проводилась вырубка саксаула.[2]

Растительность опытного участка Леонтьев (1952) отнес к ассоциации— черносаксаульник с подлеском и разнотравьем (Haloxylonetum fruticoso-mixto-herbosum).

М. П. Петров (1934, 1935а, 1935б) растительность Репетекской котловины определил как черносаксаульник со смешанным травяным покровом (Haloxylonetum mixto-herbosum и H. fruticoso-herbosum). Мы, следуя Л. Е. Родину и Ю. М. Мирошниченко (1968), назвали ассоциацию на участке по доминантным видам илаковый черносаксаульник с подлеском (Haloxylonetum ammodendroni fruticoso-caricosum). В составе растительности участка мы отметили в 1970 г. 27 видов высших растений и 1 вид мха (табл. 1). Надо полагать, этот флористический состав может быть расширен путем включения эфемеров, рано исчезающих из травостоя и не зафиксированных нами из-за позднего начала работ. Помимо указанных в табл. 1 видов, В. П. Дробов (1928), В. Л. Леонтьев (1935) и М. П. Петров (1933, 1934) считают характерными для репетекских черносаксаульников ряд других эфемеров и солянок. Например, Петров (1935б) выявил в ассоциации Haloxylonetum fruticoso-herbosum в окрестностях ст. Репетек более 50 видов однолетников, многие из которых встречаются не каждый год и единичными экземплярами.

Среди древесно-кустарниковых видов на опытном участке доминирует *Haloxylon ammodendron*, популяция которого в 1970 г. насчитывала 729 особей, распределенных довольно равномерно по всему участку, преимущественно группами по 5—9 особей, что связано с локальным возобновлением черного саксаула в местах рубок (Ягдыев, 1963). Большинство экземпляров саксаула семенного происхождения; они древовидной или кустарниковой

---

[1] Описание метода работы дано также в предыдущей статье автора (Георгиевский, 1972).

[2] Этот участок может считаться лишь относительно невырубленным, так как репетекские саксаульники вырубались в годы гражданской и Великой Отечественной войн (Ягдыев, 1963), а, возможно, и ранее (Андросов, 1904).

ТАБЛИЦА 1

Флористический состав растительности опытного участка и ее проективное покрытие на опытном и контрольном участках (таблица составлена на основе данных Леонтьева, 1952; Ягдыева, 1963; Георгиевского, 1972)

Виды	Опытный участок						Контрольный участок			
	число особей			проективное покрытие			число особей	проективное покрытие		
				1970 г.				1970 г.		
	1951 г.	1961 г.	1970 г.	сумма площадей, определенная по средним диаметрам крон, м²	данные планиметрирования, м²	покрытие от всей площади, %	1970 г.	сумма площадей, определенная по средним диаметрам крон, м²	данные планиметрирования, м²	покрытие от всей площади, %
Деревья										
Haloxylon ammodendron (C. A. Mey.) Bunge	85	619	729	3425	2758 (2703)	(27.0)	616	2664	2025 (2001)	(20.0)
Кустарники										
Ephedra strobilacea Bunge	29	43	92	525	454 (398)	(4.0)	41	380	334 (296)	(3.0)
Calligonum setosum Litv.	31	14	102	235	239 (212)	(2.1)	110	192	190 (185)	(1.8)
C. caput-medusae Schrenk			22	101	91 (86)	(0.9)	40	66	64 (62)	(0.6)
C. microcarpum Borszcz.			3	14	12	0.1				
C. turkestanicum Pavl.			3	26	21	0.2				
Aellenia subaphylla (C. A. Mey.) Aell. . . .			22	23	21 (20)	0.2	14	22	18	0.2
Haloxylon persicum Bunge			5	66	37	0.4	16	202	140 (132)	(1.3)
Salsola richteri (Moq.) Kar. ex Litv.	5	24					14	20	18	0.2
Многолетние травы										
Stipagrostis pennata (Trin.) de Winter . .			1							
Carex physodes Bieb.					5641	56.4				
Eminium lehmannii (Bunge) O. Kuntze . .			3							
Rheum turkestanicum Janisch.			4							

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Опытный участок						Контрольный участок			
	число особей			проективное покрытие			число особей	проективное покрытие		
				1970 г.				1970 г.		
	1951 г.	1961 г.	1970 г.	сумма площадей, определенная по средним диаметрам крон, м²	данные планиметрирования, м²	покрытие от всей площади, м²	1970 г.	сумма площадей определенная, по средним диаметрам крон, м²	данные планиметрирования, м²	покрытие от всей площади, %
Однолетние травы										
Kochia odontoptera Schrenk					663	6.6				
Matricaria lamellata Bunge					242	2.4				
Londesia eriantha Fisch. et Mey.					209	2.1				
Schismus arabicus Nees					143	1.4				
Bromus tectorum L.					115	1.1				
Suaeda arcuata Bunge					20	0.2				
Eremopyrum distans (C. Koch) Nevski					5	0.05				
Delphinium camptocarpum Fisch. et Mey.										
Euphorbia cheirolepis Fisch. et Mey.										
Horaninowia sogdiana Blag.										
Malcolmia boissierana Jafri										
Papaver pavoninum Schrenk										
Salsola pellucida Litv.										
Senecio subdentatus Ledeb.										
Мхи										
Tortula desertorum Broth.					46	0.5				
Общее проективное покрытие: Деревья и кустарники			4415		(3489)	(34.9)		3546	(2712)	(27.1)
Общее проективное покрытие: Травы					7084	70.8				

Примечание. Для видов растений, представленных в незначительном количестве, проективное покрытие не указано. В скобках обозначено проективное покрытие деревьев и кустарников с учетом перекрытия крон формы. Одноствольных экземпляров — 85%, двуствольных — 12%, трехствольных — 3% от общего числа деревьев. Средние и максимальные размеры деревьев указаны в табл. 2. Высота саксаулов за 10 лет значительно возросла. Так, в 1961 г. было отмечено 428 особей до двух метров высоты и только 137 выше двух метров, а в 1970 г. соответственно 367 и 362. В 1961 г. Ягдыевым было отмечено также 30 «семенных деревьев» (высота их не указана) и 24 пня, давших поросль после рубки. Нам эти особи выявить не удалось.

В настоящее время древостой черного саксаула является средневозрастным: 75% деревьев имеют возраст от 8 до 18 лет.[1] Общее проективное покрытие черного саксаула, полученное суммированием площадей, определенных по средним диаметрам крон, составило 3425 м^2. При планиметрировании эта величина оказалась равной 2758 м^2, т. е. примерно на 20% меньше. С учетом перекрытия крон деревьев саксаула (2703 м^2) расхождение между данными, полученными этими двумя методами, доходит до 22%. Данные планиметрирования следует считать более точными, так как проекции крон саксаулов редко имеют контур окружностей. В итоге сомкнутость черного саксаула составила 0.27, а всех древесно-кустарниковых растений — 0.35 (3489 м^2). Эта величина не соответствует данным Ягдыева (1963), который указывает, что сомкнутость древесно-кустарниковых видов на опытном участке возросла за 10 лет с 1951 по 1961 год с 0.2 до 0.7. Последняя цифра является завышенной. Такой сомкнутости черносаксаульники достигают только в исключительно благоприятных условиях (Дубянский, 1928; Никитин, 1966; Курочкина, 1966), при высоких грунтовых водах и за

ТАБЛИЦА 2

Размеры деревьев черного саксаула и кустарников на опытном и контрольном участках (1970 г.)

Показатели	*Haloxylon ammodendron*		*Ephedra strobilacea*		*Calligonum setosum*		*Haloxylon persicum*		*Calligonum caput-medusae*		*Aellenia subaphylla*	
	средний	максимальный	средний	максимальный	средний	максимальный	средний	максимальный	средний	максимальный	средний	максимальный
Опытный участок												
Высота, м	2.0	5.2	1.2	1.8	1.2	1.5	3.0	3.8	1.5	3.1	1.4	2.0
Диаметр кроны, м	2.3	7.8	1.9	(7.6)	1.4	2.6	3.6	5.8	2.1	5.0	1.0	2.4
Диаметр ствола, см	10	50	—	—	—	—	14	36	—	—	2.9	6.0
Контрольный участок												
Высота, м	1.9	4.7	1.1	1.8	1	1.4	2.4	3.8	1.5	2.6	1.8	2.7
Диаметр кроны, м	2.3	5.6	1.8	(5.9)	1.6	2.5	3.3	7.2	1.3	2.8	1.3	2.0
Диаметр ствола, см	14.3	62	—	—	—	—	13.3	28	—	—	4.0	7.0

Примечание. В скобках обозначены максимальные размеры куртин *Ephedra strobilacea*.

---

[1] Подробнее структура популяции черного саксаула на опытном участке охарактеризована в предыдущей статье (Георгиевский, 1972).

длительный период роста. Вывод Ягдыева не подтверждает и план проективного покрытия растительности, на котором этим автором изображена довольно редкая растительность.

Кроме черного саксаула в древостое опытного участка отмечено 5 кустов *Haloxylon persicum* (табл. 1, 2, 3). Жизненность их хорошая и удовлетворительная. Присутствие в данной ассоциации белого саксаула объясняется близостью белосаксаульников грядовых песков и смешанных саксаульников переходной полосы.

ТАБЛИЦА 3

Жизненность деревьев черного саксаула и кустарников на опытном и контрольном участках (1970 г.)

Показатели жизненности	Опытный участок								
	Haloxylon ammodendron		*Ephedra strobilacea*		*Calligonum setosum*		*Haloxylon persicum*	*Calligonum caput-medusae*	*Aellenia subaphylla*
	абсолютное число	%	абсолютное число	%	абсолютное число	%	абсолютное число	абсолютное число	абсолютное число
Хорошая	232	32	58	34	33	32	3	9	4
Удовлетворительная . .	342	47	68	39	36	35	2	3	7
Неудовлетворительная	103	14	29	17	28	28	—	8	6
Сухие особи	52	7	18	10	5	5	—	2	5
Итого	729	100	173	100	102	100	5	22	22
Контрольный участок									
Хорошая	126	20	26	27	30	27	10	24	8
Удовлетворительная . .	278	47	36	37	28	25	6	12	—
Неудовлетворительная	164	26	18	19	14	13	—	4	6
Сухие особи	44	7	16	17	38	35	—	—	—
Итого	616	100	96	100	110	100	16	40	14

Все остальные кустарники образуют «подлесок», за исключением *Calligonum caput-medusae*, наиболее крупные экземпляры которого можно отнести к «древесному ярусу». *Salsola richteri*, отмеченная Ягдыевым в 1961 г., нами не обнаружена. Среди вновь выявленных кустарников в межбугровых понижениях встречена другая солянка — *Aellenia subaphylla* в количестве 22 экземпляров (табл. 1 и 2). Жизненность кустов *Calligonum caput-medusae* и *Aellenia subahylla* сильно варьирует (табл. 3); усохших особей немного, что указывает на слабое угнетение их доминантными видами — черным саксаулом и илаком. Площадь перекрытия этих кустарников кронами деревьев черного саксаула была равна в сумме 6 м^2.

Из кустарников многочисленна на опытном участке *Ephedra strobilacea*; нами насчитано 173 куста, из которых 18 были засохшими. По свидетельству Ягдыева (1963) в 1951 г. на опытной площади было 29 кустов эфедры. а в 1961 г. — 43 куста. Следовательно, за последние годы количество кустов *E. strobilacea* значительно возросло. Необходимо, однако, оговориться, что мы считали за экземпляры как кусты, растущие отдельно, так и расположенные в зарослях вегетативного происхождения. В последнем случае это могли быть не вполне обособленные растения, так как при разрастании куртин эфедры между кустами долго сохраняется связь посредством корневищ (Нечаева и др., 1973). Ягдыев (1963), судя по проекциям крон на его плане, учитывал как отдельные экземпляры заросли эфедры на буграх. Поэтому результаты наших подсчетов не вполне сопоставимы с его данными, но все же несомненно, что численность *E. strobilacea* за эти годы увеличилась, так как в 1970 г. мы насчитали 92 отдельно расположенные куртины этого растения. Средняя высота кустов в 1970 г. составила

1.2 м, максимальная — 1.8 м (табл. 2). В 1961 г. их высота не превышала 1.5 м. Отсутствие заметного прироста связано с тем, что с возрастом кусты *E. strobilacea* почти не увеличиваются в высоту, не превышая 2 м в любом возрасте. Средний диаметр выделенных нами кустов был 1.9 м, а максимальный для куртин — 7.6 м (в табл. 2 цифры в скобках). Диаметр ствола у самого старого штамбового экземпляра составил 11.3 см, что по методике определения возраста Г. М. Мухаммедова (1967) соответствует 50 годам.

Как видно из табл. 3, соотношение групп с различной жизненностью и отпад у эфедры и черного саксаула примерно одинаковы. Это указывает на возможность длительного совместного существования эфедры и черного саксаула на данном участке. Наблюдения показали, что одиночные экземпляры эфедры угнетаются и засыхают в зарослях илака и под воздействием пустынного мха (табл. 4). Саксаулы также угнетающе действуют на *E. strobilacea* своим опадом и затенением, поскольку она относится к светолюбивым растениям (Никитин, 1966). Последнее обстоятельство немаловажно, так как перекрытие эфедры кронами черного саксаула достигало в сумме 56 м². В зарослях самой эфедры угнетения кустов мы не наблюдали, несмотря на их большую скученность на ограниченной площади. Подавляющее большинство кустов было сосредоточено в группах по 3—12 особей, что связано с преобладанием вегетативного размножения у этого растения.

ТАБЛИЦА 4

Распределение кустов *Ephedra strobilacea* и *Calligonum setosum* неудовлетворительной жизненности и сухих по растительным группировкам на опытном участке (1970 г.)

Растительные группировки	*Ephedra strobilacea*		*Calligonum setosum*	
	особи с неудовлетворительной жизненностью	сухие особи	особи с неудовлетворительной жизненностью	сухие особи
Заросли *Carex physodes*	—	6	9	1
Пятна *Tortula desertorum*	6	4	—	—
Группы *Haloxylon ammodendron*	23	7	19	4
Заросли *Ephedra strobilacea*	—	1	—	—

В 1970 г. популяция *Calligonum setosum*, второго по численности на опытном участке кустарника, состояла из 102 особей, из которых 5 были засохшими. Кусты обычно имели шарообразную форму; размеры их приведены в табл. 2. Численность популяции кустарника в 1970 г. не позволяет согласиться с выводом Ягдыева (1963) о вымирании *C. setosum* на основании того, что в 1951 г. был отмечен 31 куст, а в 1961 г. — только 14, так как в 1970 г. их было уже 102.

Как свидетельствует табл. 3, популяция этого кустарника мало уступает по жизненности черному саксаулу и эфедре, что служит еще одним подтверждением устойчивости *C. setosum* на изученном участке. Наибольшее угнетение (табл. 4) *C. setosum* испытывает в группах черного саксаула, рядом с которыми или внутри которых он часто произрастает; в 1970 г. он перекрывался кронами деревьев саксаула на общей площади 27 м². Илак тоже угнетает этот кустарник, лишая его атмосферной влаги. Среди пустынного мха и в зарослях эфедры угнетенных и сухих кустов *C. setosum* мы не наблюдали. По-видимому, они не растут здесь совсем. В отличие от эфедры этот вид встречается рассеянно по всей площади, не проявляя тенденции к скучиванию. Растет он единично среди илака, но чаще по периферийным областям групп и отдельно стоящих деревьев черного саксаула.

В травяном покрове опытного участка доминируют илак и однолетние солянки. Занимая 56% всей площади участка, *Carex physodes* распространена почти повсюду, где отсутствуют изреживающее воздействие опада черного саксаула и кустарников, а также плотный покров пустынного мха.

Илак заходит в периферийные области зарослей *E. strobilacea*, под кроны *C. setosum* и других кустарников на общей площади 318 м^2, а под кроны саксаулов на площади 102 м^2. Более всего илак встречается под кронами молодых саксаулов, которые еще не успели оттеснить его своим опадом.

Но в целом лишь 8% площади, занятой *Carex physodes*, находится под кронами деревьев и кустарников. Значительно шире в подкронном пространстве саксаулов распространены однолетние солянки. Здесь находится 50% площади (табл. 5), занятой *Kochia odontoptera* (=*K. schrenkiana*), 53% площади, занятой *Londesia eriantha*, 65% площади, покрытой *Suaeda arcuata* (=*S. lipskyi*) и 20% площади, занятой *Matricaria lamellata*. Эти виды — постоянные спутники черного саксаула, образующие с ним единые микрогруппировки. Обилие солянок в микрогруппировках сильно варьирует. При этом отмечаются некоторые закономерности в их распределении. В центре подкронного пятна растительность обычно отсутствует. Здесь находится так называемый мертвый покров. Далее от центра к периферии располагаются *Kochia odontoptera*, *Londesia eriantha*, *Suaeda arcuata*. Внешние кольца — «бордюры» — образуют *Matricaria lamellata* и *Schismus arabicus*. Однако в ряде случаев в подкронных пространствах могут отсутствовать 1—2 из перечисленных видов, а иногда все пятно занято только одним растением, например кохией. В этих случаях мы проводили картирование по доминирующему виду.

ТАБЛИЦА 5

Площадь, занимаемая травянистыми растениями (м^2) под кронами деревьев и кустарников и за их пределами на опытном участке (1970 г.)

Виды	Под *Haloxylon ammodendron*	За пределами крон *Haloxylon ammodendron*	Под *Ephedra strobilacea*	За пределами *Ephedra strobilacea*	Под *Calligonum setosum*	За пределами *Calligonum setosum*	Под другими кустарниками	За их пределами
Carex physodes	102	5221	128	—	119	—	71	—
Kochia odontoptera . . .	333	318	1	1	—	—	7	3
Matricaria lamellata . .	47	174	1	1	—	1	10	8
Londesia eriantha	110	99	—	—	—	—	—	—
Schismus arabicus . . .	38	50	22	9	13	9	1	1
Bromus tectorum	4	69	6	13	10	12	1	—
Suaeda arcuata	13	8	—	—	—	—	—	—
Eremopyrum distans . .	—	5	—	—	—	—	—	—
Tortula desertorum . . .	1	8	7	20	6	4	—	—
T. desertorum+*Carex physodes*	—	32	17	51	4	1	3	4
T. desertorum+*Schismus arabicus*	—	17	1	2	—	1	10	6
Мертвый покров	2055	312	215	13	60	4	73	—
Пятна дефляции . . .	—	34	—	—	—	—	—	—

К кустам *Ephedra strobilacea* тяготеет *Schismus arabicus*. Под ними, а также под кронами *Calligonum setosum*, находится 25% площади, занятой *S. arabicus* (табл. 5). Встречается здесь и *Bromus tectorum*, но обычно он произрастает по окраинам подкронных пятен, избегая прямого воздействия древесно-кустарниковых растений. По склонам бугров, в зарослях *Ephedra strobilacea* и рядом с ними располагались пятна мха *Tortula desertorum*, общей площадью 46 м^2 (табл. 5). На площади 112 м^2 вместе с мхом произрастал илак, а на площади 37 м^2 с мхом рос шисмус. В самом глубоком понижении участка встречена синузия *Eremopyrum distans* (=*E. orientale*). Здесь же отмечены единичные особи *Senecio subdentatus* и *Horaninovia sogdiana* (*H. ulicina*). На склоне понижения среди илака найдена дерновина *Stipagrostis pennata* (=*Aristida pennata*) высотой 0.5 м, произрастание которой в черносаксаульнике не является типичным.

Отсутствие сведений о травяном покрове у ранее работавших на участке авторов не позволяет оценить, как шло его развитие. Леонтьев (1952) отмечал наличие травяного покрова смешанного характера при преобладающем распространении илака. Он же наблюдал оттеснение илака из-под крон черного саксаула. Ягдыев (1963) отметил, что травяной покров на участке был обычного для таких черносаксаульников типа. По-видимому, большинство отмеченных нами видов, характерных для такой ассоциации черного саксаула, уже в 1950—1960 гг. произрастало на опытном участке.

К 1970 г. около 76% площади под кронами черного саксаула (табл. 5) оказалось занято мертвым покровом. Под *E. strobilacea* эта площадь была равна 54%, а под *C. setosum* — около 30%. Разница величин обусловлена различным химизмом опада этих растений. Наиболее токсичен для травостоя опад черного саксаула, наименее токсичен опад *C. setosum*.

Площадь пятен дефляции за прошедшие годы сократилась до 34 м^2. Она приурочена к старым пням, оставшимся от вырубки. Из 110 пней черного саксаула на месте вырубки 1951 года мы обнаружили только 45, т. е. половина пней за 20 лет разрушилась.

Как уже указывалось выше, для сравнения рядом с опытным участком была закартирована древесно-кустарниковая растительность соседнего, контрольного, участка размером 1 га, древостой на котором не подвергался вырубке достаточно долгое время. Мы насчитали на этой площади 616 деревьев черного саксаула. Все саксаулы семенного происхождения, поэтому несколько больше, чем на опытном участке, одноствольных особей (91.7%); двуствольных было 8%, трехствольных — 0.3%. Средняя и максимальная высота саксаулов здесь меньше, чем на опытном участке (табл. 2). Это связано с тем, что многие деревья на контрольном участке уже достигли большого возраста, начали суховершинить и разваливаться. Как видно из табл. 2, средний и максимальный диаметры стволов саксаулов на контрольном участке значительно больше, чем на опытном. У 10 старых деревьев стволы у основания были около 50 см толщины. 80% всех деревьев на контрольном участке имели возраст от 8 до 30 лет. Остальные относились к подросту или имели возраст около 40—50 лет, определить который по методу В. М. Арциховского и А. П. Осипова (1934) более точно было затруднительным.

Сомкнутость черного саксаула, по данным планиметрирования, равнялась 0.2, т. е. была примерно на 7% меньше, чем на опытном участке. Площадь перекрытия крон деревьев саксаула составила 24 м^2 (1.2% всего проективного покрытия), т. е. примерно вдвое меньше, чем на опытном участке. Жизненное состояние черного саксаула на контрольном участке было несколько ниже, чем на опытном. Это объясняется преобладанием здесь более старых, усыхающих деревьев. В древостое найдено 16 кустов *Haloxylon persicum*, т. е. втрое больше, чем на опытном участке. Размеры их примерно такие же (табл. 2). Все кусты живые (табл. 3).

В «подлеске», как и на опытном участке, доминировали *Ephedra strobilacea* и *Calligonum setosum*. Количество выделенных нами кустов *E. strobilacea* было здесь 96, а количество отдельно растущих куртин 41, т. е. примерно вдвое меньше, чем на опытном участке. Проективное покрытие этого кустарника на 120 м^2 меньше, чем на опытном участке, а перекрытие кронами деревьев черного саксаула на 5% меньше (38 м^2). Размеры и жизненность кустов эфедры указаны в табл. 2 и 3. Эти параметры примерно соответствуют параметрам популяции *E. strobilacea* на опытном участке, что служит дополнительным указанием на стабильность популяций этого кустарника в черносаксаульниках такого типа. Популяция *Calligonum setosum* насчитывала на контрольном участке 110 особей, т. е. почти столько же, что и на опытном. Размеры кустов были примерно те же (табл.2), жизненное состояние популяции несколько ухудшилось, о чем говорит большое количество сухих особей в составе популяции (табл. 3). Тем не менее близкие параметры популяций *C. setosum* на обоих участках убедительно доказывают возможность их длительного существования в черносаксаульниках Репетекской долины.

В «подлеске» контрольного участка нами было отмечено также 40 кустов *Calligonum caput-medusae*, 14 кустов *Aellenia subaphylla* и 14 кустов *Salsola richteri*. *C. caput-medusae* на контрольном участке имел несколько меньшие размеры (табл. 2); соотношение групп жизненности было примерно таким же (табл. 3). *Aellenia subaphylla* здесь была крупнее, жизненное состояние ее кустов хорошее (табл. 2 и 3). Средняя высота кустов *Salsola richteri* была 1.8 м, максимальная — 2.9 м, средний диаметр кроны — 1.3 м, максимальный —1.6 м. Средний диаметр ствола у основания был 4.2 см, максимальный — 6.6 см. 12 кустов *S. richteri* имели неудовлетворительную жизненность и только 2 экземпляра удовлетворительную.

Таким образом, на обоих участках в близких соотношениях произрастают одни и те же виды древесно-кустарниковых растений (за исключением *S. richteri*). Тот факт, что они обычны и устойчивы в черносаксаульниках Репетекской долины, подтверждается многочисленными работами, проведенными в Репетеке в разные годы. Например, Андросов (1904) писал, что в Репетекской долине при безусловном господстве черного саксаула встречается *Ephedra strobilacea*, достигающая 2—2.5 аршина (1.4—1.8 м) в высоту при диаметре ствола до 3 вершков (13 см). Указывая диаметр ствола, он, вероятно, имел в виду штамбовые экземпляры эфедры. Кусты *Aellenia subaphylla* достигали лишь 2—2.5 аршина (1.4—1.8 м) при толщине ствола 1.5 вершка (6.7 см). Указанные размеры почти не отличаются от приведенных нами в табл. 2. Перечислив также ряд видов *Calligonum*, этот автор отметил, что *Salsola richteri* встречается в Репетекской долине лишь отдельными кустами. Петров (1933), описав в 1929—1930 гг. в районе ст. Репетек группировку Haloxylonetum mixto-herbosum, отметил, что в видовом отношении состав древесной и кустарниковой растительности не богат и образован почти сплошными зарослями черного саксаула; между кустами и куртинами саксаула были разбросаны одинокие низкие кусты *Calligonum setosum* до 1 м высотой, *Aellenia subaphylla* — до 1.5 м высотой и *Ephedra strobilacea* — до 1.5 м высотой. Последний кустарник образовывал заросли, часть которых имела кольцеобразную форму. Травяной покров был довольно разнообразным по видам. Дробов (1928), описав в 1927 г. растительность Репетека, выделил из черносаксауловых зарослей ассоциацию, близкую по составу к рассматриваемой нами, указав, что расположена она к востоку от железной дороги и к северо-востоку от станции (т. е. приблизительно там, где находятся опытный и контрольный участки). Состав этой ассоциации был таким: *Haloxylon ammodendron* — cop_2, *Ephedra strobilacea*, *Calliginum caput-medusae*, *C. setosum* и *Salsola richteri*—sp. Были отмечены также кусты *Haloxylon persicum*. Дробов дал подробное описание флористического состава травяного покрова, указав при этом виды с закономерным распределением в фитоценозе, что наблюдалось и нами. Средняя высота саксаулов в ассоциации была 3 м при диаметре ствола 8.5 см. Тонкоствольность, вероятно, объясняется тем, что наиболее крупные экземпляры в те годы усиленно выкорчевывались, на что указывает и Дробов. По соотношению числа особей состав ассоциации был таким: *H. ammodendron* — 75%, виды *Calligonum* — 20%, *E. strobilacea* — 4%, *S. richteri* — 1%. В 1970 г., спустя почти полвека, соотношение этих видов на опытном и контрольном участках было следующим: *H. ammodendron* — соответственно 75 и 72%; виды *Calligonum* — 13 и 18%, *E. strobilacea* — 9.5 и 5%, *S. richteri* — 0 и 1.6%, *A. subaphylla* — 2 и 1.6%, *H. persicum* — 0.5 и 1.8%. Из сравнения данных очевидно, что количественное соотношение основных трех видов растительности Репетекской долины осталось стабильным на протяжении этого длительного периода времени. На опытном участке древесно-кустарниковая растительность восстановилась почти полностью. В будущем здесь можно ожидать лишь небольших флюктуаций в количестве кустов видов *Calligonum* и эфедры, если, конечно, экологические условия не изменятся.

В заключение приведем некоторые данные о запасе фитомассы на участке. Для подсчета общего запаса черного саксаула мы воспользовались таблицами Леонтьева (1950), пригодными для сплошного пересчета деревьев и составленными им по данным обследования репетекских черносаксаульников. Определенный по этим таблицам общий запас надземной массы черного саксаула на опытном участке составил 18.3 т/га. По подсчетам Т. И. Дыбской (1962), в Репетекской долине кустарники «подлеска» образуют около 5% всей надземной массы древесно-кустарниковой растительности. Воспользовавшись ее данными по средним запасам фитомассы на одну особь каждого вида, мы определили, что запас фитомассы кустарников на опытном участке в 1970 г. составил 7%. Таким образом, общий запас надземной массы деревьев и кустарников достигал примерно 19.7 т/га.

В связи с точным учетом площади, занимаемой травяным покровом, нас интересовала его фитомасса на 1 га. При количестве побегов *Carex physodes* 264 ± 32 на 1 м^2, определенном по данным большой выборки ($n=41$, $p=0.95$), ее надземная фитомасса в воздушно-сухом состоянии была 14.06 ± 1.70 г/м^2 или 79.31 ± 9.59 кг на всю занимаемую ею площадь (5641 м^2); при этом ветоши (прошлогодних побегов) было 1.42 ± 0.17 г/м^2 или 8.01 ± 0.96 кг. Запас подземных частей *C. physodes* определялся выкапыванием корней и корневищ с 5 площадок по 1 м^2 до глубины 35 см, где залегает их основная масса (Петров, 1933; Ищенко, 1970), с последующим отсевом песка. Средняя величина подземной массы илака оказалась равной 645 г/м^2, а на всей площади — 3638 кг, что приблизительно в 40 раз больше его веса в надземной части. По данным Г. Е. Ищенко (1970), изучавшего продуктивность эфемерово-илаковой микроассоциации, это различие было примерно двадцатикратным. Вероятно, в наших образцах, несмотря на их тщательную очистку, все же оставался песок, для полного удаления которого был необходим отмыв корней. Присутствие песка и вызвало некоторое завышение данных о запасе корневой массы илака. Годичный запас надземной фитомассы других травянистых растений на всей занимаемой ими площади составил (в среднем по 10 площадкам): у *Kochia odontoptera* 10.0 кг (15.08 г/м^2); у *Londesia eriantha* 5.46 кг (26.13 г/м^2), причем вес ее плодов был равен 4.5 кг, а вес стеблей только 0.96 кг; у *Bromus tectorum* 1.74 кг (15.11 г/м^2); у *Matricaria lamellata* 1.59 кг (6.58 г/м^2); у *Suaeda arcuata* 0.8 кг (38.2 г/м^2); у *Schismus arabicus* 0.75 кг (5.23 г/м^2). Все данные по запасу были собраны в начале июля 1970 г. Укос проводился на площадках 50×50 см, закладывавшихся в различных по густоте пятнах однолетников. В сумме годичный запас надземной массы основных травянистых растений на опытном участке составил 90.65 кг/га в жаркий и засушливый 1970 год. Запас пустынного мха нами не учитывался.

Подведем итоги вышеизложенному. С 1961 по 1970 г. на опытном участке численность популяции черного саксаула возросла всего на 110 особей, тогда как за предыдущие 10 лет увеличение было почти семикратным. По-видимому, такая численность популяции саксаула и сомкнутость 0.27 являются уже предельными для данных условий. Не исключено в будущем даже некоторое изреживание одновозрастного древостоя, массово возобновлявшегося в местах рубок и еще не достигшего стационарного состояния.

Не подтвердился вывод Леонтьева (1952) о том, что через 6 лет после вырубки сомкнутость черного саксаула в Репетекской долине достигает 0.2—0.4, а также вывод Ягдыева (1963), что сомкнутость древостоя и кустарников на опытном участке достигла 0.7. В 1970 г. сомкнутость древостоя и кустарников составила только 0.35.

Не подтвердился вывод Леонтьева (1952) о том, что «подлесковые» кустарники отстают к 8 годам в росте от черного саксаула и начинают отмирать и что, таким образом, к 10 годам заросли постепенно превращаются в чистый черносаксаульник. На вымирание *Calligonum setosum* указал Ягдыев (1963). По нашим данным, численность «подлесковых» кустарников за последние 10 лет не только не уменьшилась, но даже возросла. По жизненности их популяции не уступают черному саксаулу. Видимо, возможно длительное произрастание в черносаксаульниках таких кустарников, как *Haloxylon persicum*, *Ephedra strobilacea*, *Calligonum setosum*, *C. caput-medusae*, *Aellenia subaphylla*. Менее ясен вопрос о *Salsola richteri*; за ней необходимы дальнейшие наблюдения. Таким образом, илаковые черносаксаульники фитоценологически оказываются более сложными, чем представлялось ранее.

Травяной покров на опытном участке в 1970 г. полностью сформировался под влиянием древесно-кустарникового «яруса» и илака. Пятна дефляции почти исчезли. Более половины площади участка занимает илак, под черными саксаулами доминируют однолетние солянки. Довольно большие площади к 1970 г. занял пустынный мох, в незначительном числе встречаются эфемеры. Запас надземной массы травостоя на участке составил 90.65 кг.

Таким образом, естественное возобновление в благоприятных условиях, спустя 20 лет с момента последней вырубки, обеспечило полное восстановление древесно-кустарникового и травяного покровов на участке 1 га в черносаксаульнике. Дальнейшие наблюдения покажут, происходит ли вырождение репетекских черносаксаульников, как это предполагается некоторыми исследователями.

На основе изложенного материала обсудим еще один вопрос. До последнего времени не выяснена структура черносаксаульников: являются ли они ярусными (Дробов, 1928; Петров, 1935б; Благовещенский, 1968), мозаичными (Коровин и Шувалов, 1948) или ярусно-мозаичными (Курочкина, 1962, 1966). Поскольку эти сообщества не сомкнуты и «подлесок» развит слабо, ярусность выражена фрагментарно. Как отмечает Л. Я. Курочкина (1962), часто за ярус принимают покров илака. С ее точки зрения, это неправильно, так как илак под черный саксаул не заходит и, следовательно, не создает с ним ярусности. Напротив, мозаичная структура оказалась типичной для черносаксаульников; она обусловлена наличием многочисленных пятен растительности, образованных различными видами. Но нельзя полностью отрицать и ярусную структуру. Так, по полученным нами данным картирования, микрогруппировки часто имеют ярусное строение. Крупные саксаулы перекрывают более мелкие, а также близко растущие кустарники — *Calligonum setosum*, *Ephedra strobilacea* и др. В травостое под черным саксаулом на больших площадях встречаются однолетние солянки, причем расположение их зависит от степени засоления подкронных участков. На значительную площадь под саксаулом заходит и илак. Таким образом, наши данные подтверждают мнение Курочкиной (1962) о том, что структура черносаксаульников является ярусно-мозаичной.

ЛИТЕРАТУРА

Андросов Н. В. (1904). Репетекская долина. Сельск. хозяйство и лесоводство, 215, 10. — Арциховский В. М. и А. П. Осипов. (1934). Саксаул, определение его возраста и его физиологические особенности. Сов. бот., 2. — Благовещенский Э. Н. (1968). О пустынном типе растительности. Проблемы освоения пустынь, 5. — Георгиевский А. Б. (1972). Структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge в Юго-Восточных Каракумах. Бот. ж., 57, 11. — Дробов В. П. (1928). Пески у станции Репетек и их растительность. Тр. Среднеаз. гос унив., сер. VIII-в, Ботаника, 1. — Дубянский В. А. (1928). Песчаная пустыня Юго-Восточные Кара-Кумы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 19, 4. — Дыбская Т. И. (1962). О распределении растительной массы деревьев и кустарников в песчаной пустыне. Вестн. МГУ, сер. 5, География, 6. — Ищенко Г. Е. (1970). Биологическая продуктивность эфемерово-илаковой (Carex physodes-ephemerae) микроассоциации в Каракумах. Автореф. дисс. — Кокшарова Н. Е. (1958). Естественное семенное возобновление черного саксаула в Шафриканском лесхозе Узбекской ССР. Тр. Среднеаз. НИИЛХ, 3. — Коровин Е. П., С. А. Шувалов. (1948). О биогенной комплексности почвенно-растительного покрова в аридной зоне. Бюлл. МОИП, отд. биол., 53, 1. — Курочкина Л. Я. (1959). Формации саксаулов в пустынях Казахстана. В кн.: Ботаника в Казахстане. — Курочкина Л. Я. (1962). К вопросу сложения растительных сообществ в пустыне. Изв. АН КазССР, сер. бот. и почвовед., 1. — Курочкина Л. Я. (1966). Растительность песчаных пустынь Кызыл-Кумов. Растительный покров Казахстана,

1. — Леонтьев А. А. (1949). Опыт аэросева саксаула в Туркмении. Лес и степь, 8. — Леонтьев В. Л. (1935). О возобновлении саксаульников Юго-Восточных Кара-Кумов. Проблемы растениеводч. освоения пустынь, 3. — Леонтьев В. Л. (1943). Ускорение роста порослевого черного саксаула. ДАН СССР, нов. сер., 39, 5. — Леонтьев В. Л. (1950). Об определении запасов саксаульников. Бот. ж., 35, 6. — Леонтьев В. Л. (1952). Развитие подроста и формирование древостоя черного саксаула *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin в пустыне Кара-Кум. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Михельсон Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Кара-Кумов. Тр. Репетекск. песчано-пустын. ст., 3. — Мухаммедов Г. М. (1967). Биология и экология хвойника шишконосного *Ephedra strobilacea* Bge. в пустыне Кара-Кумы. Автореф. дисс. — Нечаева Н. Т., В. К. Василевская, К. Г. Антонова. (1973). Жизненные формы растений пустыни Каракумы. — Никитин М. А. (1966). Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. — Новиков Ю. С. и В. Л. Леонтьев. (1942). Пути восстановления древесно-кустарниковой растительности Кара-Кумов. Тр. Туркм. ФАН СССР, 2. — Ольшевский В. В. (1935). Распределение и развитие подроста саксаула. Проблемы растениеводч. освоения пустынь, 4. — Пашковский К. А. (1959). Биолого-экологические особенности черного саксаула и агротехника культуры его посевом семян в Казахстане. Тр. Каз. НИИЛХ, 2. — Пашковский К. А. (1964). Биологические основы повышения продуктивности саксаульников Казахстана. Автореф. докт. дисс. — Петров М. П. (1933). Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы, их распределение и взаимоотношения в связи с экологическими условиями. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 1, 1. — Петров М. П. (1934). К вопросу о происхождении растительности песчаной пустыни Кара-Кумы. В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. — Петров М. П. (1935а). Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-Кумы. Проблемы растениеводч. освоения пустынь, 4. — Петров М. П. (1935б). Экологический обзор растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в Юго-Восточных Кара-Кумах. Проблемы растениеводч. освоения пустынь, 4. — Родин Л. Е. и Ю. М. Мирошниченко. (1968). Исследования биологической продуктивности пустынных фитоценозов в Юго-Восточных Кара-Кумах. Проблемы освоения пустынь, 2. — Федоров А. И. (1929). Типы насаждений и возобновление черного саксаула левобережного района р. Сыр-Дарьи, примыкающего к северной части Кзыл-Кумов. Тр. Среднеаз. гос. унив., сер. III-в, Ботаника, 8 и 9. — Ягдыев Н. (1963). Саксаульники Восточных Кара-Кумов и их восстановление. В кн.: Природные условия, животноводство и кормовая база пустынь.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 3 XII 1973.

УДК 582 : 581.14 : 581.48 : 58 : 582.572.226

М. В. Баранова

ТИПЫ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН И РАЗВИТИЕ СЕЯНЦЕВ У ВИДОВ *LILIUM* L.

M. V. BARANOVA. THE TYPES OF SEED GERMINATION AND DEVELOPMENT OF SEEDLINGS IN *LILIUM* L. SPECIES

Изучены характер прорастания семян и морфология проростков 60 видов рода *Lilium* с целью выявления ценных для таксономии признаков и использования их при создании естественной классификации внутри рода.

Для видов *Lilium* характерно 2 типа прорастания семян: надземный и подземный. Каждый тип характеризуется определенным строением семядоли, в первую очередь степенью развития ее средней части и влагалища, и функциями, которые семядоля выполняет. Среди лилий выделены виды, имеющие переходный характер прорастания семян.

Изучение развития проростков позволило разделить все исследованные виды на группы, каждая из которых определяется формой первого настоящего листа, временем его появления, началом формирования луковицы. Была установлена связь между типом прорастания и строения сеянца, с одной стороны, и типом строения луковицы, формой околоцветника, естественным ареалом вида, с другой.

Общепризнано большое значение характера прорастания семян и морфологии проростков для установления филогенетических связей таксонов разного ранга (Sargant, 1903; Arber, 1925; Chouard, 1931; Boyd, 1932; Васильченко, 1938, 1946, 1960; Chao, 1955; Филимонова, 1958; Родионенко, 1961; Arnott, 1962; Грушвицкий, 1963, и др.). Однодольные в этом плане изучены меньше, чем двудольные.

Настоящая работа посвящена типам прорастания семян и морфологии сеянцев видов *Lilium* с целью выявления ценных для таксономии признаков и использования их для создания естественной классификации внутри рода. Работы, специально посвященные этому вопросу у лилий, нам неизвестны, а имеющиеся в литературе данные очень неполные и отрывочные (Sargant, 1903; Boyd, 1932; Comber, 1949; Woodcock a. Stearn, 1950).

В 1965—1971 гг. были изучены проростки свыше 60 видов лилий. Мы проследили весь ход формирования растений у разных видов от прорастания семени до цветения.

Семена лилий плоские, округло-треугольные, светло-коричневые или коричневые, окаймлены узким пленчатым крылом (рис. 1). В зависимости от вида семена различаются по размерам (от 5 до 12 мм длины), ширине крыла (от 0.5 до 2.5 мм) и весу (от 4 до 15 мг). Каждый вид лилии характеризуется определенной длительностью прорастания свежесобранных семян — от 2 недель до 8 месяцев (см. таблицу). Скорость прорастания семян снижается с увеличением продолжительности сухого хранения.

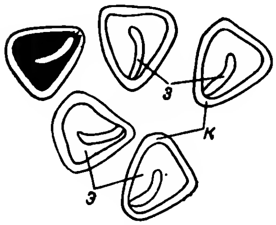


Рис. 1. Семена *Lilium kesselringianum*.

к — крыло; э — эндосперм; з — зародыш.

Прорастание семян лилий в начальный период развития идет одинаково у всех исследованных видов: из микропилярного конца семени появляется первичный корень и вслед за ним — семядоля, в основании которой находится зародышевая почка — плюмула. Дальнейшее развитие проростков у разных видов идет по-разному. Различия в строении (морфологическое строение семядоли, ее функции, продолжительность ее жизни и др.) явились основой разделения всех исследованных видов на 2 основные группы: виды с надземным прорастанием семян и виды, для которых характерно подземное прорастание. При описании морфологии проростков мы используем следующие термины: семядоля (рис. 2, *1*, *C*), ее дистальная часть — гаусторий, остающаяся при прорастании в семени, проксимальная часть — влагалище, в основании которого находится зародышевая почка — плюмула, и средняя часть семядоли, или шейка (Имс, 1964). В русской литературе эту часть семядоли нередко называют связником (Васильченко, 1938; Серебряков, 1952, и др.).

Виды с надземным прорастанием семян — *L. amabile*, *L. callosum*, *L. candidum*, *L. pyrenaicum*, *L. regale* и другие.

Средняя часть семядоли интенсивно растет, достигая 6—8 см длины (рис. 2, *2*, *cc*) и выносит семя на поверхность почвы. Средняя часть семядоли надземно прорастающих видов листоподобная, плоская, зеленая, как лист, она выполняет функцию ассимиляции часто в течение всего первого года вегетации. Влагалищная часть семядоли выражена слабо (рис. 2, 2, *вс*, *4а*, *вс*) и разрастается медленно, в результате чего луковицы у этих видов начинают формироваться не ранее чем через 2—3 месяца после прорастания семян. Края влагалищной части семядоли свободные и это дает возможность первым листьям беспрепятственно расти.

Все виды с надземным прорастанием по продолжительности функционирования средней части семядоли и времени появления первого листа могут быть объединены в 2 группы.

У видов первой группы — *L. pyrenaicum*, *L. pomponium* и *L. carniolicum* — средняя часть семядоли (рис. 2, *4а*) функционирует в течение всего первого вегетационного периода и является единственным органом ассимиляции в первый год жизни сеянца. Кроме семядоли, в первый год у этих видов формируются 1—2 низовых чешуи, не имеющих листовой пластинки. Первый настоящий лист появляется у этих видов только

Длительность прорастания семян видов *Lilium*

Виды	Число дней
Надземно прорастающие	
Lilium amabile Palib.	25—40
L. callosum Sieb. et Zucc.	19—26
L. candidum L.	35—50
L. carniolicum Bernh.	96
L. cernuum Kom.	27—65
L. concolor Salisb.	40—60
L. davidii Duchartre	17—33
L. davidii var. *willmottiae* (Wils.) Raffill	23—48
L. duchartrei Franch.	20—26
L. formosanum (Baker) Wallace	16—22
L. henryi Baker	40—68
L. lànkongense Franch.	32—50
L. leichtlinii Hook.	25
L. leucanthum Baker	26—39
L. leucanthum var. *centifolium* (Stapf) Stearn	20—40
L. longiflorum Thunb.	14—30
L. mackliniae Sealy	28—30
L. maculatum var. *bukosanense* (Honda) Okuyama et T. Koyama	68
L. maximowiczii Regel	20—26
L. nepalense D. Don	23
L. papilliferum Franch.	28—35
L. philippinense Baker	25—34
L. pomponium L.	140
L. pumilum Delile	11—35
L. pyrenaicum Gouan	64—83
L. regale Wils.	20—37
L. sargentiae Wils.	18—28
L. sulphureum Baker	25—32
L. taliense Franch.	20—28
L. tigrinum Ker-Gawl.	80—137
L. wallichianum Schult.	50—68
Подземно прорастающие	
L. auratum Lindl.	47—80
L. auratum f. *virginale* Duchartre	100
L. brownii F. E. Brown	20—43
L. bulbiferum L.	29—62
L. bulbiferum var. *croceum* (Chaix) Persoon	73—89
L. canadense L.	136
L. columbianum Hanson	130—250
L. dauricum Ker-Gawl.	38—66
L. distichum Nakai	40—65
L. hansonii Leichtl.	38—65
L. humboldtii Roezl. et Leichtl.	30—66
L. humboldtii var. *ocellatum* (Kellogg) Elwes	60
L. japonicum Thunb.	39—85
L. kelloggii Purdy	65—98
L. kesselringianum Miscz.	45—75
L. ledebouri (Baker) Boiss.	69—98
L. maritimum Kellogg	112
L. martagon L.	40—65
f. *alba* Weston	60—131
var. *cattaniae* Visiani	59—75
var. *flavidum* Bornmüller	65—87
var. *pilosiusculum* Freyn	36—68
L. medeoloides A. Gray	31—63
L. michiganense Farwell	36—59
L. monadelphum Bieb.	49—103
L. pardalinum Kellogg	70—101
L. parryi S. Wats.	45

Виды	Число дней
L. pitkinense Beane et Vollmer	158
L. rhodopaeum Delip.	29—81
L. rubellum Baker	58—92
L. speciosum Thunb.	65—90
L. superbum L.	128
L. szovitsianum Fisch. et Avé-Lall.	51—74
L. tsingtauense Gilg	96
L. washingtonianum Kellogg	78

на второй год (рис. 2, *4б*, *пл*). Его пластинка ланцетная, с закругленной верхушкой, и ясно отграничена от черешка. Формирующиеся в конце вегетации первого года луковицы этих видов достигают 3—5 мм в диаметре. Они состоят из 1—2 сочных незамкнутых низовых чешуй и снаружи обычно покрыты сухой пленкой остатка влагалища семядоли.

У видов второй группы — *L. amabile*, *L. cernuum*, *L. regale*, *L. candidum* и других — средняя зеленая часть семядоли функционирует не более 2 месяцев. Уже через 15—20 дней после прорастания у сеянцев этих видов появляется первый лист, а за ним последовательно еще 1—2 листа (рис. 2, *5—7*). Низовые чешуи в первый год у них обычно не формируются. Формирование луковиц начинается месяца через 2 после прорастания и идет за счет разрастания тканей влагалищ вегетирующих листьев и накопления в них продуктов ассимиляции.

Форма первого листа сеянцев лилий различна у разных видов и постоянна у каждого вида. Среди надземно прорастающих видов можно выделить сеянцы с узколанцетным и широколанцетным первым листом. У *L. amabile*, *L. cernuum*, *L. pumilum*, *L. callosum*, *L. davidii* и других, первый лист сеянца узколанцетный, не дифференцирован на пластинку и черешок и по форме не отличается от семядоли (рис. 2, *5*, *пл*). Различить их можно только по анатомическому строению: по числу проводящих пучков, которых в ткани семядоли 2, часто сдвоенных (рис. 2, *3*), а в ткани первого листа — 3—5. У *L. regale*, *L. sargentiae*, *L. henryi*, *L. candidum* и других видов первый лист по форме резко отличается от семядоли: он имеет хорошо выраженную широколанцетную или яйцевидную пластинку и черешок (рис. 2, *6*, *7*, *пл*).

Форме первого листа сеянцев однодольных многие исследователи придают большое филогенетическое значение. Роль этого признака в определении родственных отношений между крупными систематическими группами у злаков отмечали Гаккель (Hackel, 1889) и Н. П. Аьдулов (1931). Форма первого листа характеризует различные секции родов *Allium* (Филимонова, 1958), некоторые роды в сем. *Iridaceae* (Родионенко, 1961), *Yucca* (Arnott, 1962) и др.

В роде *Lilium* прослеживается связь между формой первого листа сеянца и формой околоцветника, а часто и со строением луковицы. Однако форма первого листа сеянца лилий не определяет форму листьев зрелого растения. Так, например, виды, сеянцы которых имеют узколанцетный первый лист, во взрослом состоянии обладают узкими, линейными (*L. pumilum*, *L. cernnum*) или широкими листьями (*L. amabile*). То же наблюдается и у видов, сеянцы которых имеют широколанцетные первые листья.

Виды со сходным строением сеянцев часто имеют близкие естественные ареалы. Так, например, надземно прорастающие виды, сеянцы которых имеют широколанцетный первый лист (*L. regale*, *L. sulphureum*, *L. leucanthum*, *L. henryi* и др.), в подавляющем большинстве произрастают в странах Восточной Азии и приурочены к южным районам распространения рода (исключением является *L. candidum*). Большинство видов этой группы имеет трубчатый околоцветник (исключение — *L. henryi*) и плотные лу-

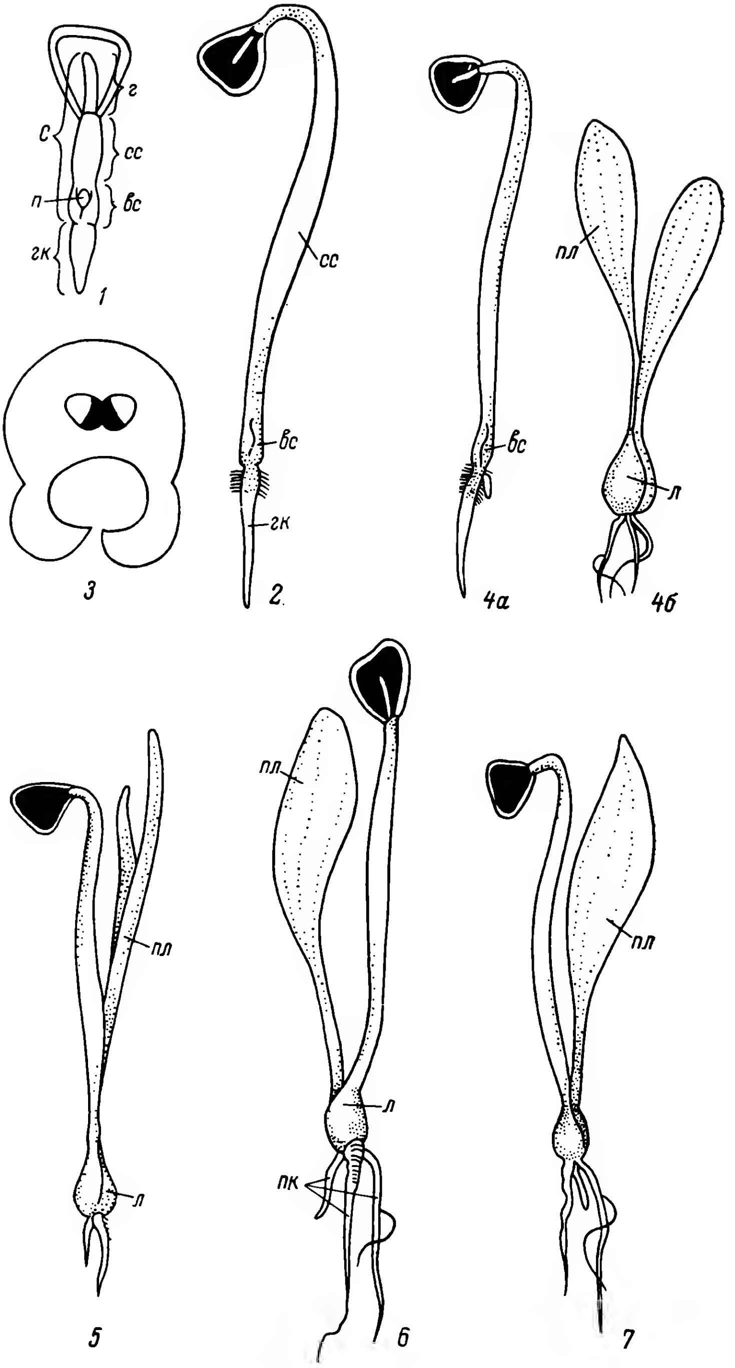


Рис. 2. Надземный тип прорастания семян у видов рода *Lilium*.

1 — начало прорастания семени; *2* — проросток *L. candidum*; *3* — поперечный срез семядоли *L. candidum*; *4а* — проросток *L. pyrenaicum*; *4б* — сеянец *L. pyrenaicum* во второй год вегетации; *5* — сеянец *L. pumilum* с первыми листьями; *6* — сеянец *L. candidum* с первым листом; *7* — сеянец *L. regale* с первым листом. *С* — семядоля; *г* — гаусториальная часть семядоли; *сс* — средняя часть семядоли; *вс* — влагалищная часть семядоли; *гк* — главный корень; *пк* — придаточный корень; *п* — плюмула; *пл* — первый лист; *л* — луковица.

ковицы с довольно широкими цельными чешуями в числе от 20 до 40. Виды, сеянцы которых имеют узколанцетный первый лист (*L. pumilum*, *L. amabile*, *L. callosum*, *L. leichtlinii* и др.), также произрастают в странах Восточной Азии, но занимают преимущественно северные районы естественного распространения рода. Все эти виды, кроме *L. concolor*, имеют чалмовидный околоцветник и луковицы, состоящие из небольшого числа (от 6 до 20) чешуй.

Рассмотрим ход формирования луковиц у сеянцев надземно прорастающих видов.

У одних видов лилий в первый и последующие годы жизни (часто до цветоносного побега) в формировании луковиц принимают участие только влагалища вегетирующих листьев. Кроме лилий, подобный ход развития луковиц наблюдается у близких к *Lilium* родов: у видов *Cardiocrinum* (*C. glehni* (Thunb.) Makino), у *Nomocharis* (*N. pardanthina* Franch., *N. mairei* Lévl., *N. aperta* (Franch.) Wils.) и др. (рис. 3).

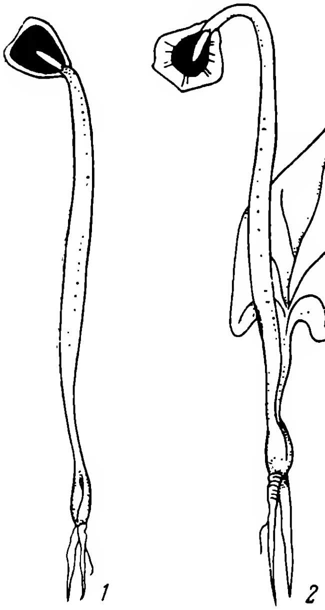


Рис. 3. Сеянец *Nomocharis pardanthina* через 2 недели после начала прорастания (*1*) и *Cardiocrinum glehni* с первым листом (*2*).

У других видов лилий со второго года жизни, кроме листьев (число которых возрастает с каждым годом), закладываются и низовые чешуи. Вместе с низовыми чешуями влагалища листьев формируют луковицу лилий до тех пор, пока не закладывается первый цветоносный облиственный побег. С его появлением в луковицах большинства видов лилий начинают формироваться только низовые чешуи. Исключением являются *L. candidum* и *L. catesbaei*, у которых приземные листья формируются и в луковицах зрелых растений наряду с листьями на цветоносном побеге.

И, наконец, у третьих видов низовые чешуи начинают формироваться уже в первый год, вслед за развитием семядоли.

Итак, в первые годы жизни у большинства видов лилий в молодых луковицах наряду с листьями формируются и низовые чешуи. При этом, если число чешуй, ежегодно формирующихся в луковицах, более или менее постоянно для вида, то четкой последовательности в заложении листьев и низовых чешуй в молодых луковицах часто не наблюдается. Даже в первый год жизни проростка иногда нарушается последовательность формирования листьев и низовых чешуй. Так, например, у *L. davidii* и *L. amabile* обычно вслед за семядолей последовательно формируется 2—3 листа. Но при анализе большого числа сеянцев этих видов нам пришлось наблюдать примеры формирования низовой чешуи вслед за семядолей и только затем 1—2 листьев. Более частое нарушение последовательности в формировании листьев и низовых чешуй наблюдается у двух- и трехлетних луковиц. Для примера приводим состав двухлетних луковиц *L. davidii* в период заложения первого цветоносного побега (н — низовые чешуи, л — зеленые листья, зцп — зачаток цветоносного побега).

1-й экземпляр — н+н+н+н+л+л+л+л+л+н+л+зцп → 11 чешуй луковицы (5н+6л).

2-й экземпляр — н+н+н+л+н+л+л+л+н+н+н+зцп → 11 чешуй луковицы (7н+4л).

3-й экземпляр — н+н+н+л+л+н+н+н+л+л+н+зцп → 12 чешуй луковицы (7н+5л).

4-й экземпляр — н+н+н+н+л+н+н+л+л+л+н+л+зцп → 12 чешуй луковицы (7н+5л).

Представленные примеры показывают, что состав молодых одновозрастных луковиц одного вида в общем сходен и по числу и по характеру чешуй, но последовательность формирования низовых чешуй и листьев не всегда одинакова.

Лист и низовая чешуя в почке формируются из сходных примордиев и на первых стадиях их развитие совершенно идентично (Denne, 1960). Лишь тогда, когда зачатки достигают 1—2 мм длины проявляются различия в их дифференциации. Активные клеточные деления могут начаться во влагалище или в основании листовой пластинки, в зависимости от этого будут сформированы низовая чешуя или зеленый лист. Трудно пока сказать, что является толчком, определяющим активацию делений клеток в том или ином участке примордия. При исследовании большого числа сеянцев лилий в разные годы мы наблюдали почти у всех видов в разной степени выраженные переходные формы листа к низовой чешуе. При этом была отмечена тенденция к заметному подавлению формирования листьев и преобладанию развития низовых чешуй при высокой температуре и сухости. Это явление наблюдалось нами неоднократно и у нескольких видов лилий.

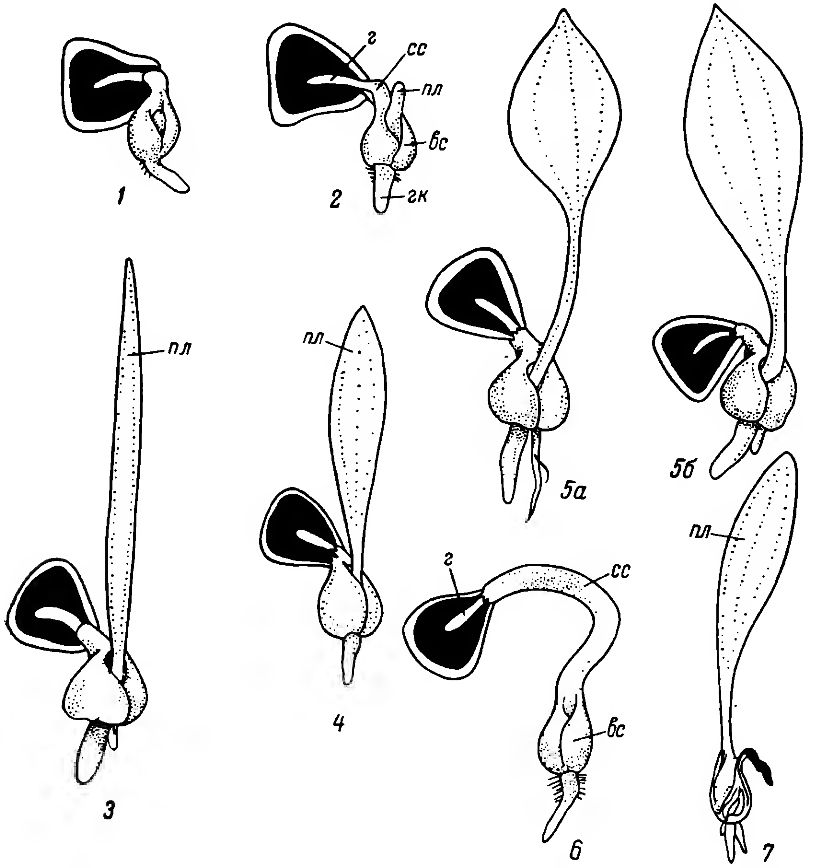


Рис. 4. Подземный тип прорастания семян у видов рода *Lilium*.

1 — проросток *L. canadense*; 2 — проросток *L. pardalinum*; 3 — сеянец *L. dauricum*; 4 — сеянец *L. canadense*; 5а — сеянец *L. martagon*; 5б — сеянец *L. humboldtii*; 6 — проросток *L. ledebouri*; 7 — сеянец *L. ledebouri* с первым листом. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Корневая система сеянцев в первый год жизни представлена главным корнем, который функционирует 2—3 месяца. В первый месяц после появления основание главного корня покрывается густыми корневыми волосками (рис. 2, *2*, *гк*). Помимо главного корня, функционирующего только в первые месяцы вегетации, в донце молодой луковицы формируются придаточные корни, функционирующие 1—2 года. В дальнейшем число придаточных корней увеличивается по мере увеличения числа листьев и низовых чешуй в луковице.

Виргинильный период у надземно прорастающих видов лилий длится от 1 года до 3—4 лет, в зависимости от вида. Формирование надземных органов в этот период идет более или менее однотипно, а наиболее ярко их специфические особенности проявляются в период формирования цветоносного побега.

Виды с подземным прорастанием семян — *L. dauricum*, *L. bulbiferum*, *L. monadelphum*, *L. auratum*, *L. speciosum*, *L. pardalinum*, *L. canadense* и др.

Средняя часть семядоли не разрастается или разрастается слабо. Редко превышает 5—7 мм длины (рис. 4, *1*, *2*, *сс*) и обычно не выносит семя из почвы. Эта часть семядоли растет недолго и вскоре засыхает. Она короткая, белая, цилиндрическая. Ее основная функция — проведение питательных веществ из эндосперма семени во влагалищную часть семядоли. Влагалище семядоли у подземно прорастающих видов уже на первых этапах прорастания семян хорошо развито и четко выражено (рис. 4, *1*, *2*, *вс*). Недели через 2 после прорастания у этих видов начинает формироваться луковица, диаметр которой в основном определяется размерами сочного незамкнутого влагалища семядоли. В это время появляется первый лист (рис. 4, *3*, *4*, *5*, *а*, *пл*).

Среди подземно прорастающих видов можно выделить группу видов, переходных к надземно прорастающим. У них средняя часть семядоли разрастается несколько сильнее; как правило, она остается в почве, но иногда выносит семя на поверхность почвы и тогда зеленеет (рис. 4, *6*); нередко это вызывает затруднения в определении типа прорастания. Подобное переходное строение проростков характерно для *L. ledebouri*, *L. rhodopaeum* и некоторых других видов. Первый настоящий лист у этих видов появляется только через 1—2 месяца после прорастания семян (рис. 4, *7*, *пл*). Обычно он является первым ассимилирующим органом проростка. Время появления первого листа у видов этой группы нередко принимается за начало прорастания семян, хотя, как было отмечено, эти фазы заметно разграничены во времени. Эти виды имеют ланцетный первый лист. Сходный с ними по форме первый лист имеют сеянцы кавказских видов — *L. monadelphum*, *L. kesselringianum*, *L. szovitsianum*. Для этих видов также характерна некоторая тенденция к разрастанию средней части семядоли и несколько замедленное формирование первого листа. Однако у *L. ledebouri* средняя часть семядоли, как уже отмечалось, разрастается сильнее и функционирует дольше, чем у других кавказских видов; в результате этого семя *L. ledebouri* иногда можно видеть на поверхности почвы.

Как уже было упомянуто, все эти виды произрастают в основном на Кавказе. Они имеют сходные по строению крупные луковицы с ланцетными цельными чешуями (рис. 5, *1*), число которых достигает 100, и обычно трубчато-колокольчатый околоцветник.

Форма первого листа сеянцев лилий у видов с типичным подземным прорастанием бывает узколанцетной, ланцетной и широколанцетной. По сходству в форме первого листа сеянцев эти виды объединены нами в 3 группы, которые как установлено, характеризуются также рядом других общих признаков.

Узколанцетный первый лист имеют сеянцы *L. dauricum* и *L. bulbiferum* (рис. 4, *3*). Они произрастают в северных районах естественного распространения рода в Европе и в Азии. Оба вида имеют кубковидный околоцветник и луковицы, образованные небольшим числом чешуй.

Ланцетный первый лист среди видов с типичным подземным прорастанием характерен для сеянцев *L. canadense*, *L. carolinianum*, *L. michiganense*, *L. superbum* и др. (рис. 4, *4*). Эти виды распространены на восточном побережье Северной Америки и имеют своеобразные, мелкочешуйчатые луковицы, расположенные на корневище (рис. 5, *2*). Это единственная группа лилий, у которой встречается подобный тип строения луковиц.

Широколанцетный первый лист с четко выраженным черешком имеют сеянцы восточноазиатских видов: *L. auratum*, *L. speciosum*, *L. rubellum*, *L. japonicum* с широкооткрытыми цветками, очередными листьями на цветоносном стебле и плотными луковицами, составленными цельными чешуями; *L. distichum*, *L. tsingtauense*, *L. medeoloides*, *L. hansonii*, *L. martagon* (рис. 4, *5а*), имеющие чалмовидные цветки, листья на стебле в мутовках и неплотные луковицы, у которых все или часть чешуй обычно ланцетные, цельные или членистые. Широколанцетный первый лист имеют также сеянцы северо-американских видов лилий — *L. washingtonianum*, *L. humboldtii* и др. (рис. 4, *5б*), произрастающие в основном на западном побережье США. Луковицы их необычны по строению: они составлены многими крупными ланцетными чешуями, расположенными на длинном корневищеподобном донце (рис. 5, *3*).

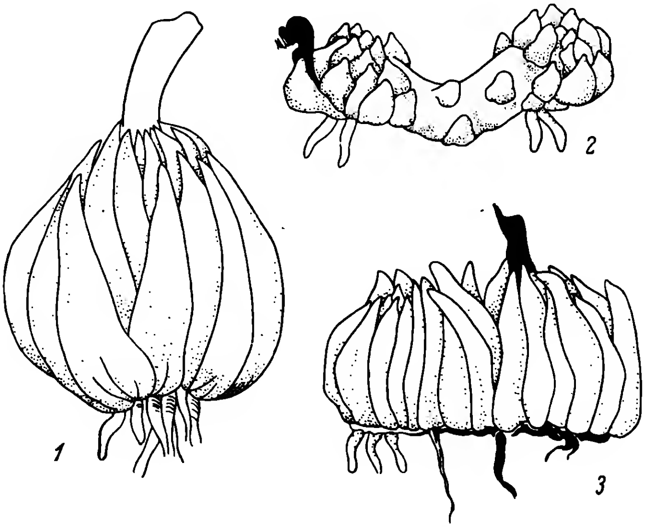


Рис. 5. Луковицы *Lilium monadelphum* (*1*), *L. canadense* (*2*) и *L. washingtonianum* (*3*).

Как уже отмечалось, у всех подземно прорастающих видов лилий молодая луковица формируется непосредственно после прорастания семян. В первый месяц после прорастания она образована разросшимся влагалищем семядоли. В конце первого года вегетации луковица увеличивается до 5 мм в диаметре и состоит из 1—2 сочных незамкнутых влагалищ первых вегетирующих листьев и низовой чешуи. От сочного влагалища семядоли к концу вегетации остается лишь сухая пленка, покрывающая наружную чешую луковицы.

Корневая система сеянцев этих видов представлена первичным корнем, который функционирует в течение 1—2 месяцев, нередко выполняя и контрактильную функцию. Придаточные корни немногочисленны и развиваются с появлением новых листьев.

Все придаточные корни, возникающие в первые годы жизни сеянцев, функционируют в течение 1—2 лет. Виргинильный период подземно прорастающих видов обычно продолжительнее, чем у надземно прорастающих, и длится до 6—7 лет.

Итак, для видов рода *Lilium* L. характерны 2 типа прорастания семян: надземный и подземный. Каждый тип прорастания определяется морфологией семядоли, в первую очередь степенью развития ее средней части и влагалища, а также ее функциями. У видов обоих типов часть семядоли, погруженная в эндосперм (гаусторий), выполняет всасывающую функцию, а влагалище семядоли (развитое в различной степени у видов с разным типом прорастания) служит органом накопления запасных питательных веществ. Листоподобная средняя часть семядоли надземно прорастающих видов выполняет функцию ассимиляции, а у видов с подземным прорастанием эта функция обычно отсутствует. Отмеченный у некоторых подземно прорастающих видов лилий переходный характер прорастания присущ, по-видимому, не только роду *Lilium*. Таким способом прорастания обладают представители сем. *Papilionaceae* (Имс, 1964), виды *Piperomia* (Грушвицкий, 1963), в роде *Yucca* — *Y. whipplei* и ряд других видов.

Наличие разных типов прорастания семян в пределах одного рода — явление довольно редкое и не раз являлось причиной выделения вида или группы видов одного рода с одинаковым типом прорастания в самостоятельный род (Chouard, 1931; Васильченко, 1938, 1946, 1960; Баранова, 1962). У однодольных это явление в пределах рода встречается довольно редко и дает повод для более углубленного анализа разных по типу прорастания групп видов.

Признаки, выявленные при изучении различных типов прорастания семян и дальнейшего развития сеянцев, особенно в период развития первого листа, позволили нам выделить среди исследованных видов *Lilium* ряд групп. В основу этого подразделения, кроме типа прорастания, легла форма первого настоящего листа сеянца, время его появления и начало формирования луковицы. Как показало изучение, виды выделенных групп имеют часто ряд коррелирующих признаков — сходную форму околоцветника, сходный тип строения луковиц и др. Более того, виды одной группы часто имеют близкие естественные ареалы. Все это является доказательством естественности выделенных групп. Но наряду с этим в некоторых из выделенных по сходству прорастания семян группах оказались виды, которые во взрослом состоянии мало сходны или несходны с другими видами данной группы (иная форма околоцветника, иной тип строения луковицы и т. д.). Подобные виды обычно занимают или промежуточное положение между группами, или обособлены от них. Примером такой обособленности является *L. candidum*. По типу прорастания семян и строению проростка он сходен с другими видами группы, в которую входят *L. regale*, *L. longiflorum*, *L. bakerianum* и другие виды, но значительно отличается от них формой околоцветника, типом строения луковицы, ритмом развития и ареалом. Все это заставило нас выделить данный вид в монотипную секцию рода — sect. *Lilium* (Баранова, 1971). С другой стороны, сходные по характеру прорастания семян и морфологии проростков *L. dauricum* и *L. bulbiferum*, имеющие сходный кубковидный цветок, должны быть объединены в единую группу внутри рода, а не отнесены к разным секциям, как это предложил Комбер (Comber, 1949), на основании того, что их естественные ареалы удалены друг от друга. Комбер впервые использовал тип прорастания (надземный и подземный) и вес семян (легкие, тяжелые) как признаки при характеристике секций рода *Lilium*. Однако использование Комбером этих признаков в отрыве от строения сеянца, от признаков зрелых растений и их биологии привели к тому, что в выделенные им секции вошли виды с различными признаками, и во многих случаях эти секции оказались искусственными.

В связи с изучением прорастания семян видов *Lilium* возникает вопрос, какой из типов прорастания в этом роде является первичным. Нам кажется, что решению этого вопроса могло бы способствовать изучение характера прорастания семян у представителей родов, близких роду *Lilium*, но более примитивных, таких, как *Cardiocrinum*, *Nomocharis*, *Notholirion*. Для всех видов этих родов характерно надземное прорастание. Произрастают они в субтропических районах юго-восточной Азии, где, как предполагают, находится центр происхождения рода *Lilium*. Это позволяет предположить, что надземное прорастание является первичным для всей группы этих родов, включая и род *Lilium*.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Кариосистематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., генет., селекц., 44. — Баранова М. В. (1962). Значение онтогенеза в систематике на примере изучения *Brimeura amethystina* (L.) Salisb. Тр. БИН АН СССР, сер. 6, Интродукция и зеленое строительство, 8. — Баранова М. В. (1971). К систематике рода *Lilium* L. Новости системат. высш. раст., 8. — Васильченко И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания семян для филогенетической систематики цветковых растений. Сов. бот., 3. — Васильченко И. Т. (1946). К вопросу об эволюционном значении морфологических особенностей прорастания цветковых растений. Сб. научн. раб. БИН АН СССР за 1941—1943. — Васильченко И. Т. (1960). О прорастании в семействе тыквенных (*Cucurbitaceae*). Бот. ж., 45, 4. — Грушвицкий И. В. (1963). Подземное прорастание и функции семядолей. Бот. ж., 48, 6. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Родионенко Г. И. (1961). Род ирис — *Iris* L. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Филимонова З. Н. (1958). Морфология проростка и биология сеянцев первого года развития рода *Allium* L. Узб. биол. ж., 6. — Arber A. (1925). Monocotyledons: a morphological study. — Arnott H. J. (1962). The seed, germination and seedling of *Yucca*. Univ. of Californ. publications in botany, 35, 1. — Boyd L. (1932). Monocotylous seedlings. Morphological Studies in the post-seminal development of the embryo. Trans. Proceed. Bot. Soc. Edinb., 31. — Chao P. (1955). A preliminary study of seedling morphology. Acta Bot. Sinica, 4, 3. — Chouard P. (1931). Types de developpement de l'appareil vegetatif chez les Scillees. Ann. Sci. Natur. Bot., 13. — Comber H. E. (1949). A new classification of the genus *Lilium*. Lily Year Book, 13. — Denne M. P. (1960). Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* II. The comparative development of Scale and foliage leaves. Ann. Bot., new ser., 24, 93. — Hackel E. (1889). *Andropogoneae*. In De Candolle: Monographiae phanerogamarum. — Rockwell F. F., E. C. Grayson, J. Graaff. (1961). The complete Book of Lilies. — Sargant E. (1903). A theory of the origin of monocotyledons founded on the structure of their seedlings. Ann. Bot., 17. — Woodcock H. B., W. T. Stearn. (1950). Lilies of the world.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 VI 1973.

УДК 582.032 : 536.495 : 576.34./ : 581.45 : 582.565.2

И. Г. Завадская и Г. Г. Шухтина

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО РЕЖИМА НА ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ *TRADESCANTIA FLUMINENSIS* VELL., ЗАКАЛЕННЫХ НАГРЕВОМ

I. G. ZAVADSKAYA AND H. G. SHUKHTINA. ON THE INFLUENCE OF WATER REGIME ON THE THERMORESISTANCE OF LEAF CELLS OF HEATHARDENED PLANTS *TRADESCANTIA FLUMINENSIS* VELL.

Растения *Tradescantia fluminensis* Vell. подвергали действию почвенной засухи, снижавшей содержание воды в листьях на 35%. Растения, подсушенные и постоянно поливаемые, закаливали в течение 3 час. при 38° в термостатированной камере. После закаливания растения помещали в условия комнатной температуры и определяли теплоустойчивость клеток по остановке движения протоплазмы после 5-минутного нагрева. Теплоустойчивость закаленных поливаемых растений снижалась до уровня в контроле на 7-е сутки после закаливания. Устойчивость клеток закаленных растений, не поливаемых после закаливания, оставалась на высоком уровне в течение 18 суток. Таким образом, водный дефицит может оказывать стабилизирующее влияние на теплоустойчивость закаленных теплом растительных клеток.

Первичная теплоустойчивость клеток высших растений повышается в ответ на действие супероптимальной температуры. Такое реактивное повышение устойчивости, названное тепловой закалкой, было обнаружено и исследовано в лабораторном эксперименте (Александров, 1963; Александров, Ломагин, Фельдман, 1970, и др.) и в природе (Александров и Язкулыев, 1961; Язкулыев, 1964, 1970, и др.).

Эффект теплового закаливания может быть усилен, если растения одновременно с высокой температурой испытывают недостаток воды (Yarwood, 1964; Завадская и Шухтина, 1968, 1971). Однако повышенная в процессе закаливания теплоустойчивость начинает постепенно снижаться, если растения поместить в условия комнатной температуры. В опытах В. Я. Александрова (1956), Александрова и Н. Л. Фельдман (1958) и А. Г. Ломагина (1961) теплоустойчивость кусочков закаленных листьев, которые находились при комнатной температуре во влажной камере, снижалась до уровня в контроле через 5—7 дней. Снижение теплоустойчивости закаленных клеток наблюдается также и в природе — индуцированная дневным зноем высокая теплоустойчивость может снижаться в течение ночных прохладных часов (Александров и Язкулыев, 1961; Шухтина, 1962; Шухтина и Язкулыев, 1968; Язкулыев, 1964, 1970).

Скорость потери тепловой закалки в значительной степени зависит от температуры в период после закаливания. Так, опыты Г. Г. Шухтиной (1966) показали, что теплоустойчивость закаленных листьев ежи сборной при 20° снижалась больше, чем при 0.3°. Аналогичные данные были получены в опытах А. Г. Ломагина и Т. А. Антроповой (1968) на грибе *Physarum polycephalum*, находившемся после закаливания при 23 и 5°. Таким образом, низкая температура замедляет потерю закаленного состояния.

Поскольку водный дефицит часто сопровождает тепловую закалку растений в природе, было важно изучить, как он влияет на закаленные клетки. Это и явилось целью настоящей работы.

Материал и методика

Объектом служили растения *Tradescantia fluminensis* Vell., традесканция оказалась удобной для наших исследований, так как это растение медленно теряет воду и поэтому может быть использовано в длительных опытах.

Растения выращивали из черенков в глиняных горшках в почве под люминесцентными лампами (освещенность 3000 лк, фотопериод 12 час.) при 20°. К началу опытов на каждом побеге вырастало 15—18 листьев. Для определений содержания воды и теплоустойчивости клеток использовали закончившие рост 4—8-й листья, считая от верхушки побега. Почвенную засуху создавали прекращением полива. После того, как водный дефицит в листьях достигал 35%, данную партию растений делили на 2 группы, одну из которых помещали в камеру для закаливания (вариант «засуха+закалка»), другую не закаливали и не поливали до конца наблюдений («засуха»). Одновременно в камеру для закаливания помещали растения, которые не испытывали действия почвенной засухи («полив+закалка»). Остальные растения, не закаленные и постоянно поливаемые, служили контролем («контроль»). В дальнейшем изложении будут использованы сокращенные названия вариантов опыта.

Тепловое закаливание при определенной температуре длилось 3 часа. После закаливания растения возвращали в прежние температурные условия и регулярно поливали в вариантах «контроль» и «полив+закалка», в остальных вариантах — «засуха» и «засуха+закалка» — не поливали до конца наблюдений.

Первичную теплоустойчивость[1] эпидермальных клеток листьев определяли до и после теплового закаливания, а затем периодически измеряли ее на протяжении 18 суток. Для оценки теплоустойчивости лист разрезали на кусочки размером 4×7 мм и прогревали их в водном термостате в течение 5 мин., после чего микроскопировали 5 мин. (об. 70×, водная иммерсия, ок. 5×). За величину теплоустойчивости принимали минимальную температуру, после действия которой останавливалось движение протоплазмы во всех клетках кусочка. Параллельно с определением теплоустойчивости измеряли содержание воды в аналогичных листьях, взвешивая их до и после высушивания при 105° до абсолютно сухого веса. Оводненность выражалась в миллиграммах воды на миллиграмм абсолютно сухого вещества.

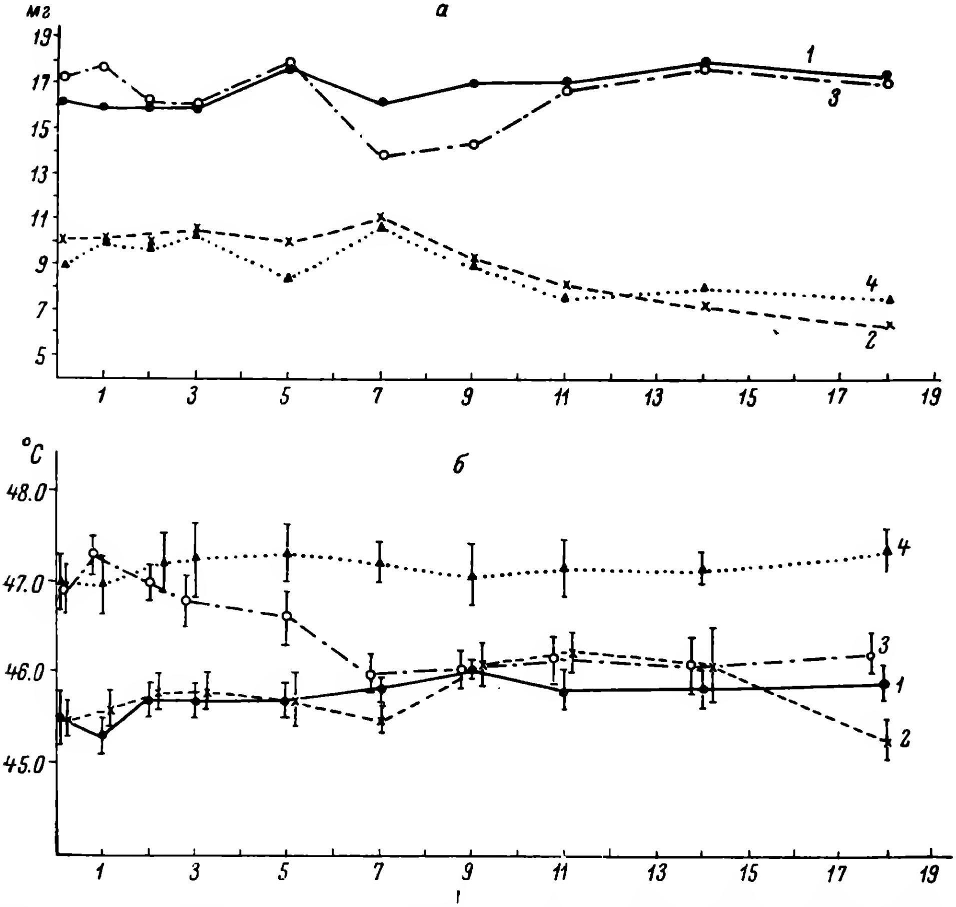
---

[1] Под первичной теплоустойчивостью клеток понимается устойчивость, регистрируемая сразу после тестирующего нагрева, при котором клетка не может активно противодействовать тепловому повреждению.

Величина теплоустойчивости на кривых (см. рисунок) представляет среднее из определений, проведенных на 12 листьях 12 растений, содержание воды — среднее из трех навесок, каждая из которых состояла из 6 листьев.

Результаты опытов и их обсуждение

В предварительных опытах растения вариантов «полив+закалка» и «засуха+закалка» закаливали при 32—42° для выявления оптимальной температуры закаливания. Максимальный и одинаковый эффект для обоих вариантов был получен при 38°. Поэтому в следующей серии опытов закаливание проводили при 38°. Результаты наблюдений представлены на рисунке (*а* и *б*).



Изменение теплоустойчивости эпидермальных клеток листьев *Tradescantia fluminensis* Vell. в зависимости от условий водного режима после 3-часового закаливания целых растений при 38°.

а — содержание воды в листьях, *б* — теплоустойчивость клеток; варианты: *1* — контроль, *2* — засуха, *3* — полив+закалка, *4* — засуха+закалка. *По осям абсцисс* — дни определений теплоустойчивости и оводненности листьев после тепловой закалки; *по оси ординат* к фиг. *а* — оводненность листьев, выраженная в мг/мг абсолютно сухого вещества; *по оси ординат* к фиг. *б* — минимальная температура, останавливающая движение протоплазмы после 5-минутного нагрева.

Как показывает рисунок, содержание воды в листьях растений вариантов «контроль» (*а*, 1) и «полив+закалка» (*а*, *3*) оставалось одинаковым на протяжении всего периода исследований. В листьях вариантов «засуха» (*а*, 2) и «засуха+закалка» (*а*, 4) содержание воды после закаливания продолжало очень медленно снижаться и на 18 сутки становилось меньше, чем в контроле, на 64%.

Теплоустойчивость растений в вариантах «контроль» (*б*, *1*) и «засуха» (*б*, *2*) была сходной и колебалась в течение 18 суток в пределах 45.5—46.2°. Таким образом, как было показано ранее, у этого вида водный дефицит не влиял на первичную теплоустойчивость. Закаливание индуцировало одинаковый подъем устойчивости к нагреву у растений обоих вариантов (*б*, *3* и *б*, *4*), которая становилась на 1.4° выше контрольной. Однако в период после закалки поведение клеток этих растений было неоднозначно. Устойчивость у растений в варианте «полив+закалка» (*б*, *3*) снижалась до уровня в «контроле» на 7-е сутки. Интересно отметить, что в опытах Александрова и Фельдман (1958) теплоустойчивость клеток закаленных отрезанных листьев традесканции также снижалась до уровня в контроле на 7-е сутки. Таким образом, изоляция листа не отражалась на динамике изменений устойчивости закаленных клеток, хотя и способствовала ее повышению в контроле.

Теплоустойчивость клеток растений варианта «засуха+закалка» (*б*, 4) поразительно стабильно держалась на высоком уровне до конца наблюдений. Но оказалось, что если эти растения полить, то скорость потери закаленного состояния становится такой же, как в варианте «полив+закалка».

Таким образом, опыты показали, что водный дефицит в клетках сам по себе препятствует снижению теплоустойчивости закаленных теплом растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитологии. Бот. ж., 41, 7 : 939—961. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 16 : 234—280. — (Александров В. Я., А. Г. Ломагин и Н. Л. Фельдман) Alexandrow V. Ja., A. G. Lomagin a. N. L. Feldman. (1970). The responsive increase in thermostability of plant cells. Protoplasma, 69 : 417—458. — Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. ж., 43, 2 : 194—213. — Александров В. Я. и А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6 : 702—707. — Завадская И. Г. и Г. Г. Шухтина. (1968). Влияние предварительного обезвоживания клеток листьев высших растений на их устойчивость к повторной дегидратации и способность к тепловому закаливанию. Тез. докл. конфер. по физиол. устойчивости растений : 165—166. — Завадская И. Г. и Г. Г. Шухтина. (1971). Влияние комбинированного действия обезвоживания и супероптимальной температуры на теплоустойчивость клеток листьев засухоустойчивого ячменя. Цитология, 13, 10 : 1304—1307. — Ломагин А. Г. (1961). Изменение устойчивости растительных клеток после кратковременного действия высокой температуры. Цитология, 3, 4 : 426—436. — Ломагин А. Г. и Т. А. Антропова. (1968). Исследование способности *Physarum polycephalum* к температурной адаптации. Цитология, 10, 9 : 1094—1104. — Шухтина Г. Г. (1962). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. Бот. ж., 47, 1 : 100—105. — Шухтина Г. Г. (1966). Реактивные изменения теплоустойчивости растительных клеток в природе и в эксперименте. Дисс., БИН, Л. — Шухтина Г. Г. и А. Язкулыев. (1968). Искусственная тепловая закалка растительных клеток с различным исходным уровнем теплоустойчивости. Цитология, 10, 1 : 88—94. — Язкулыев А. (1964). Повышение теплоустойчивости клеток злаков *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. и *Arundo donax* L. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 3—25. — Язкулыев А. (1970). Сезонные и суточные изменения теплоустойчивости клеток, фотосинтеза и водного дефицита листа *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. Бот. ж., 55, 7 : 938—946. — Yarwood C. E. (1964). Adaptation and sensitization of bean leaves to heat. Phytopatology, 54 : 936—940.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 3 VIII 1973.

УДК 631.53.011.2 : 581.48 : 632.51

С. К. Кожевникова и Л. В. Махаева

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ЗИМУЮЩИХ СОРНЯКОВ

S. K. KOZHEVNIKOVA AND L. V. MAKHAEVA.
THE GERMINATION BIOLOGY OF SEEDS OF HIBERNATING WEEDS

Изучены температурные требования прорастающих семян 27 видов зимующих сорняков в условиях южного берега Крыма. Установлено, что их семена имеют высокую всхожесть в широком температурном диапазоне 8—25°. После 5 месяцев хранения в комнате у семян тех же видов повысилась всхожесть при оптимальных температурах и понизилась при высоких (30°). Сделан вывод, что ритмы развития зимующих сорняков в природных условиях связаны с биологическими свойствами их семян.

Зимующие сорняки неоднократно привлекали внимание исследователей, поскольку они обладают широким диапазоном биологических свойств. По мнению А. В. Дорошенко (1922), виды этой группы сохранили в общих чертах биологию яровых растений, но приобрели некоторые признаки озимых. В отличие от тех и других зимующие сорняки могут давать как осенние всходы и перезимовывать в фазе розетки, так и весенние, которые развиваются по типу яровых форм. Подобный характер развития позволяет им полнее использовать осеннюю, зимнюю и весеннюю влагу и заканчивать обсеменение к началу жаркого засушливого периода, что важно для сохранения вида. Детальные исследования отдельных видов (виды *Spergula* и *Camelina*, *Lithospermum arvense*) позволили выделить среди них яровые, озимые и зимующие расы (Бетнер, 1917; Цингер, 1919).

Однако еще недостаточно ясно, какие именно биологические свойства зимующих форм определяют ритмы их развития. В связи с этим представляется необходимым изучение биологии прорастания их семян. О температурных требованиях прорастающих семян зимующих сорняков существуют различные мнения. Одни исследователи (Дорошенко, 1922; Доброхлеб, 1941) считают, что у семян зимующих видов, как и у озимых, низкая оптимальная температура прорастания (10—12°) и что это свойство выражено у них довольно резко. Другие авторы (Котт, 1961; Фисюнов, 1965) отмечают большую пластичность и исключительную приспособленность зимующих видов к самым различным условиям.

Изучение биологии зимующих сорняков осуществлялось в условиях южного берега Крыма. Авторы изучали ритмы их развития и оптимальные температурные условия прорастания семян.

Климатические условия Крыма, и особенно южного берега (преобладание зимних осадков, сравнительно теплая зима), благоприятны для произрастания зимующих сорняков, которых здесь насчитывается около 80 видов.

Массовое развитие зимующих сорняков наблюдается поздней осенью, зимой и ранней весной, позднее доля их в составе сорных растений убывает. Доминирующими видами среди зимующих сорняков как осенью, так и весной являются *Stellaria media*,[1] *Sonchus oleraceus*, *Senecio vulgaris*. Зимой максимальное обилие имеют *Veronica hederifolia* и *Mercurialis annua*, весной — *Rapistrum rugosum*, *Erysimum repandum*, *Papaver dubium*, *P. hybridum*. Ряд других видов часто, но в небольшом количестве, встречается на возделываемых землях, в том числе в виноградниках: *Lamium amplexicaule*, *Capsella bursa-pastoris*, *Veronica persica*, *Descurainia sophia* и др. Смена доминантов из числа зимующих сорняков определяется ритмами их развития. Группу зимующих сорняков составляют виды с различными типами фенологического развития. Одни виды отличаются коротким жизненным циклом и развиваются по типу эфемеров (*Erophila vulgaris*, *Cardamine hirsuta*, *Papaver dubium*, *P. hybridum*, *Lepidium per-*

---

[1] Все названия растений даны по «Флоре Крыма» (I—III, 1927—1969).

foliatum, *Thlaspi perfoliatum*, *Holosteum umbellatum*). У этих видов преобладает осенняя генерация, т. е. особи, выросшие из всходов, появившихся осенью. Цветение их приходится на февраль и март—апрель, и лишь немногие виды цветут в самый разгар весны, в мае.

Большинство остальных зимующих сорняков имеет более продолжительный жизненный цикл и относится к категории длительно цветущих растений (Серебрякова, 1956). Они цветут в весенние и летние месяцы, а у некоторых видов цветение продолжается почти круглый год. Фазы цветения и плодоношения протекают в большинстве случаев одновременно. Длительность цветения обеспечивается не только продолжительностью жизни одного поколения, но и сменой генераций. Ряд видов образует несколько поколений в течение всего вегетационного периода (*Capsella bursa-pastoris*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus oleraceus*, *Stellaria media*, *Lepidium ruderale*, *Mercurialis annus*, *Erodium cicutarium*). Всходы их появляются в разные сезоны, когда возникают благоприятные условия для прорастания семян.

С целью выяснения оптимальных температурных условий прорастания семян зимующих сорняков были проведены опыты в условиях лаборатории. Семена были собраны в конце мая 1971 г. в окрестностях Никитского ботанического сада. Часть семян была взята для проращивания 7 VI, другая часть — после 5-месячного хранения. Проращивание проводилось в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в двух повторностях (по 100 штук) и при трех температурных режимах: 18—20° (с колебаниями от 16 до 27°, в комнате); 7—10° (при колебаниях от 6 до 14°, в холодильнике); 30° (при колебаниях от 27 до 40°, в термостате). Опыты длились до 20 IX 1972, т. е. немногим больше года, и считались законченными после того как семена полностью прорастали или теряли жизнеспособность. На всхожесть испытывались семена 27 видов зимующих сорняков с различными ритмами развития из следующих семейств: *Cruciferae* — 7 видов, *Compositae* — 4, *Scrophulariaceae* — 4, *Papaveraceae* — 3, *Geraniaceae* — 2, *Labiatae* — 2, *Euphorbiaceae* — 1, *Caryophyllaceae* — 1, *Gramineae* — 1, *Rubiaceae* — 1 и *Umbelliferae* — 1 вид.

В итоге опыта (см. таблицу) выяснилось, что наиболее благоприятными для прорастания семян являются температурные условия в первом (в комнате) и втором вариантах (в холодильнике); у отдельных видов обнаружилась хорошая всхожесть и в третьем варианте (в термостате). Большинство видов зимующих сорняков предпочитают низкие температуры (7—10°), при которых семена прорастают быстрее и всхожесть выше. Однако семена почти всех этих видов имеют высокую всхожесть и при 18—20°; семена некоторых видов также довольно хорошо прорастают при повышенной температуре в условиях термостата (*Sonchus oleraceus*, *Stellaria media*, *Veronica persica*, *Erodium ciconium*, *E. cicutarium*).

Энергия прорастания семян была обратно пропорциональной температуре, будучи заметно выше при низких температурах (7—10°). В условиях холодильника у многих видов семена проросли в течение одного месяца (в июне), в то время как в комнате массовое прорастание семян приходилось на сентябрь—октябрь.

Таким образом, семена зимующих сорняков в подавляющем большинстве случаев не обнаружили при прорастании резко выраженных температурных требований. Энергичнее прорастая при низких температурах, они вместе с тем имеют высокий процент всхожести и при более высоких, т. е. способны прорастать в широком температурном диапазоне — от 8 до 25°. Выше и ниже указанной температуры прорастание семян у большей части видов затрудняется, а у некоторых и совсем прекращается. Более определенные требования к температурным условиям проявились только у немногих видов. Так, семена *Veronica hederifolia* хорошо прорастают только при низких температурах, а при других температурных режимах их всхожесть не поднимается выше 1%. Несколько видов отличаются лучшей всхожестью при высоких температурах (*Erodium ciconium*, *E. cicutarium*, *Lamium purpureum*). Биологические особенности семян

Всхожесть семян зимующих сорняков (в %) в различных температурных условиях. Крым, 1971—1972 гг.

Вид	Свежесобранные семена			Семена после хранения в течение 5 месяцев		
	18—20°	7—10°	30°	18—20°	7—10°	30°
Capsella bursa-pastoris	20	42	—	14	55	—
Cardamine hirsuta	87	4	93	93	73	—
Descurainia sophia	5	4	2	12	25	2
Erodium ciconium	20	34	36	53	5	33
E. cicutarium	16	5	36	46	6	26
Erophila vulgaris	2	3	—	55	53	—
Euphorbia helioscopia	3	—	3	3	—	—
Fumaria officinalis	—	—	—	—	4	—
Galium aparine	99	94	52	100	97	—
Lamium amplexicaule	3	1	18	62	49	—
L. purpureum	1	9	64			
Lepidium perfoliatum	9	24	—	3	16	—
L. ruderale	14	49	8			
Papaver dubium	—	2	—	27	7	—
P. hybridum	—	34	—	24	80	—
Poa annua	27	49	10	76	96	—
Rhagadiolus edulis	26	11	2	13	52	2
Scandix pecten-veneris	22	75	6	90	93	—
Senecio vulgaris	64	82	29	78	83	1
Sonchus oleraceus	55	92	51	100	84	89
Stellaria media	99	100	55	100	42	41
Taraxacum officinale	13	25	3	87	72	18
Thlaspi perfoliatum	2	3	2	98	48	—
Veronica arvensis	87	95	31	75	86	—
V. didyma	12	10	69	52	66	12
V. hederifolia	1	67	—	1	97	—
V. persica	17	54	89	100	100	84

этих видов находятся в связи с ритмами их развития в природе: массовое появление всходов *Veronica hederifolia* происходит в течение зимы, а у видов *Erodium* и *Lamium purpureum* — весной.

У двух видов семена характеризуются очень низкой всхожестью во всех температурных вариантах (*Fumaria officinalis*, *Euphorbia helioscopia*). Сравнительно невысокая всхожесть отмечена у *Descurainia sophia*; это, очевидно, связано с растянутыми сроками прорастания семян и способностью давать несколько поколений в течение года.

Кроме оптимальных температур прорастания семян, выяснялась зависимость их всхожести от степени зрелости. Для этого был поставлен опыт, в котором проращивались семена тех же видов и сроков сбора, но после 5-месячного хранения в комнатных условиях. Опыт проводился при тех же температурных режимах; он был начат во второй декаде ноября 1971 г. и закончен одновременно с первым (в октябре 1972 г.). Оказалось, что у семян сохранились те же температурные оптимумы прорастания, но после 5-месячного хранения их всхожесть и энергия прорастания (при оптимальных температурах) оказались выше, чем у свежесобранных. У семян многих видов всхожесть повысилась в 2—3 и более раз как при первом, так и при втором температурных режимах (см. таблицу). Только у одного вида — *Lepidium perfoliatum* — всхожесть семян при оптимальной температуре несколько снизилась.

В условиях высоких температур в прорастании свежесобранных семян и семян, хранившихся 5 месяцев, наблюдалась обратная закономерность. Свежесобранные семена многих видов при этих температурах лучше прорастали и имели более высокую всхожесть по сравнению с семенами, прошедшими период дозревания. После хранения у семян некоторых видов при высокой температуре прорастание или совсем не наблюдалось (*Veronica arvensis*, *Poa annua*, *Lamium amplexicaule*, *Cardamine hirsuta*, *Galium* *aparine*, *Scandix pecten-veneris*), или в разной степени уменьшалось (*Veronica didyma*, *Stellaria media*, *Erodium ciconium*, *Senecio vulgaris*). Все упомянутые виды относятся к группе растений с весенним циклом развития, значительно снижающих обилие в другие сезоны. Хорошее прорастание свежесобранных семян при повышенных температурах свидетельствует, вероятно, о том, что семена этих видов в природных условиях при достаточном увлажнении могут давать новое поколение сразу же после обсеменения.

Результаты наших опытов показывают, что прорастание семян зимующих сорняков не приурочено к строго определенной температуре. Эти растения обладают большими приспособительными возможностями и способны развиваться в самых разных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Бетнер Р. Г. (1917). О засоряющих озимые и яровые посевы воробейниках. Тр. Бюро по прикл. бот., 10. — Доброхлеб И. Ф. (1941). Зимующие сорняки и меры борьбы с ними. Докл. ВАСХНИЛ, 1. — Дорошенко А. В. (1922). Температурные оптимумы прорастания яровых и зимующих сорняков. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. станц., III, 3—4. — Котт С. А. (1961). Сорные растения и борьба с ними. — Серебрякова Т. И. (1956). Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. Уч. зап. МГПИ им. Ленина, 97, каф. бот., 3. — Фисюнов А. В. (1965). Перезимовка всходов сорных растений в степях Украины. Бот. ж., 50, 1. — Цингер Н. О. (1919). О засоряющих посевы льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении. Тр. Бот. музея Акад. наук, VI.

Государственный
Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

Получено 16 VII 1973.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 05 : 528.9 : 581.524.4

Актуальные проблемы картографии растительности
«Геоботаническое картографирование», 1963—1972, Изд. «Наука», Л., 1963—1972

S. A. GRIBOVA. (A REVIEW). ACTUAL PROBLEMS OF VEGETATION CARTOGRAPHY («GEOBOTANICAL MAPPING», 1963—1972)

Вышедший в 1963 г. первый выпуск сборника «Геоботаническое картографирование», ставшего регулярным изданием, свидетельствует о том, что картография растительности, имеющая в нашей стране давние и добрые традиции, вступила в качественно новую фазу развития, превратилась в особую ветвь геоботаники (в ее наиболее широком понимании) с собственными принципами и методами. За прошедшие 10 лет вокруг ежегодника сплотился большой коллектив ботаников из многих городов страны, активно работающих в разных областях картографии растительности. Подавляющая часть отечественных публикаций последнего времени по наиболее актуальным теоретическим и методическим вопросам геоботанического картографирования увидела свет на его страницах.

Из многих теоретических проблем, от состояния которых зависит уровень развития геоботанической картографии и информативность современных карт растительности, важнейшей бесспорно является проблема классификации растительного покрова. Различные аспекты классификации растительности как научной основы геоботанической картографии постоянно разрабатываются в ежегоднике (А. В. Белов, 3[1]; И. И. Букс и Л. С. Темирбаева, 6; С. А. Грибова, 21; Т. И. Исаченко, 37; З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская, 45; А. С. Карпенко, 47; В. В. Липатова, 63; В. Б. Сочава, 91, 95, 100, 101, 102; И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман, Д. С. Голод, 111; Т. К. Юрковская, 112).

В работе, напечатанной в 10 выпуске (1972 г.), В. Б. Сочава (89) обобщил и развил свои представления по вопросам классификации растительности, публиковавшиеся в статьях предыдущих номеров «Геоботанического картографирования».

Исходя из общей теории размерности, В. Б. Сочава предлагает различать в растительном покрове земли три порядка — планетарный, региональный, топологический. Они взаимосвязаны, но каждому порядку присущи свои закономерности растительности, экологические, динамические, географические связи. Поэтому каждый порядок размерности растительности требует своего подхода к классификации.

Сочава рассматривает растительный покров как системы разного уровня. Основываясь на двух качественно различных свойствах растительного покрова как геоботанических систем — гомогенности и гетерогенности, он выдвигает принцип двухрядной классификации растительности: 1) ряд фитоценомеров, строящийся по принципу гомогенитета (фитоценотические единицы растительного покрова), и 2) ряд фитоценохор, строящийся на основе территориальной интеграции (хорологические единицы растительного покрова). В пределах размерности каждого порядка имеется определенное соотношение между этими двумя рядами единиц растительности.

При системном подходе важнейшими критериями для классификации растительности Сочава считает структурно-динамические признаки растительных сообществ. Совокупность многочисленных растительных сообществ (квазикоренных, серийных, антропогенных модификаций), связанных различными сукцессионными отношениями с коренным сообществом и друг с другом, он рассматривает как динамическое единство (эпиассоциацию). При классификации важно знание переменных состояний растительных ассоциаций. При разработке единой системы растительного покрова классификация различных динамических типов растительных сообществ перспективна только на основе учета их связи с коренной ассоциацией.

---

[1] Цифры после фамилии авторов соответствуют порядковому номеру, под которым упомянутая статья значится в указателе статей ежегодника «Геоботаническое картографирование» за 10 лет, опубликованном в выпуске за 1972 г.

В статье обсуждаются пути классификации различных категорий растительного покрова планетарного, регионального и топологического порядков. Сочава особо подчеркивает значение картографического подхода при разработке классификации растительности всех трех размерностей.

Удачный опыт систематизации растительных сообществ в планетарном масштабе осуществлен при создании карт растительности мира и материков в «Физико-географическом атласе мира» (Сочава, 91). Иерархическая система подразделений растительного покрова планетарного порядка включает три категории: свиты типов растительности, типы растительности и фратрии классов формаций.

Самой низшей из картируемых в планетарном масштабе единиц является фратрия классов формаций. Фратрия в трактовке Сочавы — это регионально-типологическая категория, объединяющая классы формаций со сходным составом главнейших экобиоморф в пределах относительно однородной в природном отношении территории. Для земного шара выделено немногим более 100 фратрий классов формаций.

Типы растительности устанавливаются на основе общности набора биоморф (определяющих зональную структуру этих типов), характера эколого-географических связей и их структурно-динамической системы, проявляющейся в определенном составе сукцессионных рядов. Для растительного покрова земли установлено около 25 типов растительности, далее объединяемых в три свиты: северную внетропическую, тропическую и южную внетропическую.

На мелкомасштабной карте Забайкалья (Сочава, 101) отображены классификационные единицы регионального порядка (формации, группы и классы формаций). На основе экологической и географической близости картируемые категории группируются в легенде в пространственные сочетания в рамках определенных фратрий. Так, темнохвойные леса урало-сибирской фратрии включают пять пространственных сочетаний формаций (восточноевропейские, уральские, обь-иртышские и др.).

Многие из высказанных положений В. Б. Сочавы в той или иной мере воплощены на картах растительности разных масштабов и обсуждались в публикациях рецензируемого сборника применительно к задачам геоботанической картографии.

Гетерогенность растительного покрова и его картографирование — такова тематика статей, систематически появляющихся в ежегоднике. Возросший уровень геоботанической картографии в последние десятилетия позволил увеличить информативность карт растительности за счет показа территориальных категорий растительного покрова, представляющих собой закономерно сочетающиеся сложные пространственные комбинации растительных сообществ в горах и мелкосопочнике, в тундрах, степях и пустынях, в поймах и на болотах, где на относительно небольших площадях наблюдается резкая смена экологических режимов.

Опыт картирования территорий со сложным по структуре растительным покровом изложен в работах Б. В. Виноградова (9), Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской (28), Т. И. Исаченко (39), З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской (45), Б. М. Миркина (72), Т. К. Юрковской (112). С обзором работ по упомянутой проблеме выступила Т. И. Исаченко (42).

Исходя из задач геоботанической картографии, Т. И. Исаченко выделяет в системе низших территориальных единиц три основные категории комбинаций растительных сообществ: микро-, мезо- и макрокомбинации. Они различаются как экологическими и сукцессионными отношениями составляющих их компонентов, так и приуроченностью к различным элементам рельефа. Три указанные категории территориальных единиц в дальнейшем дифференцируются в соответствии с типом структуры растительного покрова (с формой его неоднородности). Наиболее последовательно разработаны вопросы структурного анализа растительности на уровне микрокомбинаций. В зависимости от их состава, сложения и факторов, влияющих на формирование микрокомбинаций, среди них различают комплексы, серии и микропоясные ряды. Экологические и динамические связи и закономерности пространственного распределения растительных сообществ, составляющих комплексы, серии и микропоясные ряды, существенно различаются, что вызывает необходимость различных подходов при разработке их типологии и картировании. В настоящий момент эти вопросы более подробно изучены для растительности аридной зоны. Для отдельных закартированных ключевых участков предложены конкретные классификационные схемы комплексов, серий, микропоясных рядов (Б. В. Виноградов, 9; Н. П. Гуричева, З. В. Карамышева, Е. И. Рачковская, 28; Т. И. Исаченко, 39).

Научная и практическая ценность современных геоботанических карт в значительной степени определяется тем, насколько полно на них отражено динамическое состояние растительного покрова. Этой проблеме посвящено большое число публикаций ежегодника, что безусловно способствовало дальнейшему развитию принципов картирования динамики растительности в разных масштабах.

В работах О. Н. Берко (4), С. А. Грибовой и Г. Д. Самариной (27), Т. И. Исаченко (37, 41), А. С. Карпенко (50), А. С. Карпенко и Ю. О. Медведева (54), А. В. Марвет (71) и других установлены основные ряды трансформации (ряды антропогенных смен), возникающие в растительности таежной и степной зон под влиянием главнейших антропогенных факторов (пожаров, рубок, распашки и т. д.), конкретизирован состав растительных сообществ на разных стадиях развития в пределах этих рядов, выявлены сукцессионные отношения между ними, разработаны принципы типизации и картирования производных растительных сообществ.

Особую сложность вызывает картографирование смен растительности, обусловленных различными природными факторами, многообразных по формам проявления, скорости и направленности. Тем интереснее тот еще сравнительно небольшой опыт картирования спонтанной динамики растительности, который получил отражение на страницах ежегодника (Н. П. Гуричева, З. В. Карамышева, Е. И. Рачковская, 28; И. С. Ильина, 30; Т. И. Исаченко, 41; А. А. Крауклис, Ю. О. Медведев, 56; В. В. Липатова, 63; А. В. Марвет, 71). Систематизация серийных сообществ при картировании осуществляется путем их объединения в различные сукцессионные (серийные) ряды в соответствии с приуроченностью к определенным типам местообитаний и связью с коренными сообществами, а также в зависимости от характера действующих природных факторов. Авторами предложены рациональные приемы картографического отражения динамики растительности.

Картирование растительности и геоботаническое районирование представляют собой две стороны изучения географии растительного покрова. Различные аспекты проблемы геоботанического районирования, в частности использование карт растительности как научной основы для районирования неоднократно рассматривались в ежегоднике (Г. И. Козлова, 55; В. Б. Сочава, 98 и др.).

Сведения о структуре и динамике растительности, ее экологических и географических связях, содержащиеся в современных геоботанических картах, имеют не только существенное значение для углубленного ботанико-географического анализа картируемой территории, но и расширяют сферу практического применения карт растительности. Поиски оптимальных путей трансформации геоботанических карт в прикладные карты различного назначения составляют тему многих статей (Е. И. Баканач 2; С. В. Викторов, 7; Е. А. Востокова и Л. Н. Тагунова, 13; А. Ф. Гаммерман и Н. А. Борисова, 14; А. Н. Лукичева, 66; В. Ф. Лямкин, Б. Б. Прохоров, 69; Г. С. Малышева, 70; Н. Г. Москаленко, 73, и др.).

Публикуемые на страницах ежегодника статьи богато иллюстрированы фрагментами карт. Они служат образцами построения легенд и оформления карт.

Много творческих сил отдает разработке способов картографического изображения растительности на геоботанических картах руководитель группы картографов Ботанического института АН СССР А. А. Гербих.

На страницах ежегодника систематически выступают иностранные ученые со статьями теоретического и методического характера и информациями о состоянии геоботанической картографии в странах, которые они представляют.

Г. Госсен (H. Gaussen, 16), долгие годы возглавлявший Службу фитогеографической карты в Тулузе (Франция), изложил принципы построения Международной карты растительного покрова мира м. 1 : 1 000 000. Листы этой карты для отдельных районов (Тунис, Сахара, Мадагаскар, Индия, Цейлон) уже изданы. Эта карта, разрабатываемая Институтом международной карты растительности (Франция), создается на основе теоретических концепций Госсена и его последователей, успешно воплощенных при картировании растительности Франции в м. 1 : 200 000.

В основу классификации растительности при ее картографировании положено представление о сериях растительных сообществ, объединяющих климаксовые сообщества и всю совокупность производных от них группировок. Растительное сообщество, по мнению Г. Госсена, прежде всего является стадией развития растительности, этапом определенной серии и может рассматриваться с различных точек зрения (флористической, экологической и др.) только в пределах серии.

В своей статье Госсен довольно подробно обсуждает вопросы оформления карт — логические основы создания красочной шкалы, программу мелкомасштабных картосхем — врезок, помещаемых на полях каждого листа карты. Большое внимание он уделяет практическому использованию карт растительности.

Профессор Канзаского университета (США) А. В. Кюхлер (A. W. Küchler, 57) придает особое значение научно-организационным вопросам. Он обращает внимание на необходимость улучшения подготовки студентов ботаников-картографов с тем, чтобы не только ознакомить их с современными принципами и методами геоботанической картографии, но привить им навыки применения карт растительности в различных областях науки и хозяйства, что должно способствовать повышению престижа геоботанической картографии и геоботаники в целом.

Статья американского ботаника Ф. Фосберга (F. Fosberg, 107) посвящена методике создания карт растительности прикладного назначения. Методика разработки специализированных карт растительности в США достаточно традиционна. В статье не содержится описания новых для нас методических приемов в создании карт растительности, но она свидетельствует о большом интересе к проблемам прикладной ботанической картографии со стороны ведущих американских ботаников-картографов.

В статье М. Ружички (M. Ruzicka, 79) содержится анализ легенды карты восстановленной растительности Чехословакии. Эта статья прежде всего интересна тем, что позволяет советским геоботаникам-картографам, исходя из конкретного фактического материала, оценить возможности использования флористической классификации И. Браун-Бланке, господствующей в западноевропейской ботанике, применительно к задачам геоботанической картографии. Сравнительный анализ подразделений легенды карты и единиц флористической классификации убеждает, что трансформация классификационных единиц в поздразделении легенды сопровождается существенным отходом от общих принципов традиционной флористической концепции И. Браун-Бланке, главным образом зе счет широкого привлечения эколого-географических критериев.

В ежегоднике опубликованы информации о состоянии геоботанической картографии в ГДР (Скамони — Scamoni, 83), Румынии (Пушкару-Сорочану, Доница и Леандру — Puşcaru-Soroceanu, Doniţă, Leandru, 77), Венгрии (Якуч — Jacucs, 114), Австралии (Карнахан — Carnahan, 46).

В сборнике «Геоботаническое картографирование» регулярно печатается библиография работ в области картографии растительности. В четырех выпусках (1963, 1965, 1967, 1971), а также в изданных ранее «Материалах к библиографии по вопросам картографирования растительности». (В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. Изд. «Наука», М.—Л., 1962) учтено более 1500 названий на русском и иностранных языках. Этот раздел ведет В. В. Липатова.

На страницах ежегодника в каждом выпуске появляются рецензии и информационные сообщения. Они знакомят читателей с наиболее значительными отечественными и зарубежными публикациями в области теории и методики картографирования, с новыми картами, а также содержат хроникальные заметки о съездах, симпозиумах и совещаниях, на повестке дня которых стоят вопросы картографирования растительности.

В ежегоднике напечатаны обзоры работ по картографии растительности, опубликованные в «Бюллетене службы картографии растительности» (Bulletin du Service de la carte phytogéographique) в Тулузе (Франция) и «Прикладной фитоценологии» (Angewandte Pflanzensoziologie) — органе Центрального бюро по картографии растительности, существовавшем до 60-х годов в Штольценау-на-Везере (ФРГ), а также статьи, содержащие анализ исследований в области геоботанического и смежных видов картографирования в Бельгии, Нидерландах, США и других странах. За истекшие 10 лет в ежегоднике прорецензированы 14 новых карт растительности, изданных в нашей стране и за рубежом (США, Франция, Румыния), а также многочисленные ботанические и биогеографические карты в различных атласах.

Все новое и наиболее существенное, что появляется в области картографии растительности, становится предметом критического обсуждения на страницах «Геоботанического картографирования». После изменения научной ориентации «Бюллетеня службы картографии растительности» во Франции и «Прикладной фитоценологии» в ФРГ и последовавшего за этим исчезновения с их страниц статей ботанико-картографического содержания, сборник «Геоботаническое картографирование» является единственным специализированным печатным органом, публикующим материалы по картографированию растительного покрова.

Достоинством «Геоботанического картографирования» является строгая специализация его тематики. Однако значение публикуемых в ежегоднике материалов не ограничивается рамками собственно ботанической картографии. Творческие поиски в разработке актуальных проблем геоботанического картографирования обогащают геоботаническую науку в целом и стимулируют развитие некоторых ее разделов (классификация и география растительного покрова и др.). Сборник «Геоботаническое картографирование» способствует становлению ботанико-географического метода как одного из важнейших методов познания таких сложных явлений в растительном покрове, как динамика, структура и т. д.

Высокий научный уровень публикуемых в ежегоднике работ, новизна в разработке картографических приемов изучения растительности во многом обязаны деятельности его организатора и редактора В. Б. Сочавы и являются бесспорной заслугой всех членов редакции (Т. И. Исаченко, В. В. Липатова).

С. А. Грибова.

Ботанический институт
им. В Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

Получено 22 I 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (213.5+213.1)727.64 : 58.006.36 (47+57)

Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР. Изд. «Наука», Ленингр. отд., 1973, стр. 1—275. Тираж 2500

S. YU. TURDIEV. TROPICAL AND SUBTROPICAL PLANTS
IN CONSERVATORIES OF THE BOTANICAL INSTITUTE, ACADEMY
OF SCIENCES OF THE U. S. S. R.

Выход в свет книги «Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР» под редакцией А. А. Федорова, написанной большим коллективом ученых этого института, является заметным событием в нашей стране в изучении и использовании флоры тропиков и субтропиков.

В рецензируемой работе дан полный перечень тропических и субтропических растений, имеющихся в оранжереях БИНа, общая площадь которых составляет около 1 га.

В настоящее время коллекция оранжерейных растений БИНа занимает третье место в Европе после ботанического сада в Кью (Англия) и ботанического сада во Франкфурте-на-Майне (ФРГ). Современная коллекция растений в оранжереях БИНа составляет 3052 вида, 462 разновидности, форм и гибрида, относящихся к 1071 роду и 216 семействам. Для этой коллекции характерен значительный удельный вес растений, привезенных советскими учеными из их естественных местообитаний или выращенных из семян, собранных ими в разных странах Азии, Африки и Америки (в частности, в Демократической Республике Вьетнам, Индии, Индонезии, Китайской Народной Республике, тропической Африке, Бразилии, Аргентине, Кубе и т. д.).

Рецензируемая работа представляет исключительный научный и практический интерес для ботанических и других учреждений, в частности для организаций, занимающихся вопросами озеленения, так как Советский Союз ведет обширный обмен разнообразными хозяйственно-полезными и декоративными растениями с различными странами мира; проводится обмен и в пределах нашей страны. Поступающий материал нередко фигурирует под неправильными и устаревшими названиями, не соответствующими требованиям современной ботанической номенклатуры. Очень важно, что в рецензируемом каталоге названия таксонов всех рангов, от порядка до вида, и их авторы приведены в соответствие с правилами «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятого XI Международным ботаническим конгрессом в Сиэтле в 1969 г. Порядки и семейства в каталоге расположены по системе А. Л. Тахтаджяна. Кроме того, приводятся наиболее часто встречающиеся синонимы, сведения о географическом распространении, об условиях местообитаний в природе, характеристики жизненных форм. Для полезных растений приводятся данные об их использовании. Сообщаются сведения о том, когда и откуда получены растения, данные о цветении и плодоношении в условиях закрытого грунта в Ленинграде.

Основой для составления аннотированного каталога явились крупные иностранные и отечественные работы по тропическим и субтропическим растениям, список которых включает более 300 названий. Родовые и видовые наименования сверены по справочникам Виллиса, Бейли и Якобсона.

К недостаткам книги относится бедность иллюстративного материала (всего 37 черно-белых фотографий). Между тем рисунки могли бы дополнить морфологическую характеристику отдельных жизненных форм тропических растений.

Рецензируемый труд является ценным и нужным пособием не только для специалистов-ботаников, но и для многочисленных работников в области декоративного садоводства, интересующихся ассортиментом и культурой оранжерейных растений.

С. Ю. Турдиев.

Центральный ботанический сад
Академии наук Казахской ССР,
г. Алма-Ата.

Получено 15 VII 1973.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3 : 633.255

А. А. Чеботарь. Эмбриология кукурузы. Изд. «Штиинца», Кишинев, 1972, 384 стр., 125 микрофотографий и рисунков, 18 таблиц

L. M. YAKIMOV AND A. I. LITVAK. *A. A. CHEBOTAR.* EMBRYOLOGY OF *ZEA MAYS.* 1972

Кукуруза — одна из основных сельскохозяйственных культур. Как модельное растение она используется в морфологических и генетических исследованиях. Вследствие этого она, естественно, заслуживает большого внимания, и не случайно автор рецензируемой монографии посвятил ей свои эмбриологические исследования.

Можно отметить оригинальность рецензируемой работы. Во-первых, она является первой в мировой литературе книгой по частной эмбриологии одного вида; во-вторых, здесь впервые изложены результаты эмбриологических исследований, проведенных автором в основном на субмикроскопическом уровне; в-третьих, А. А. Чеботарь выдвигает в ней некоторые новые гипотезы по ряду проблем современной эмбриологии.

Общее построение книги рациональное и в какой-то степени не стандартное. Автор поступил правильно, посвятив всего лишь несколько страниц объектам и методике исследования, ибо имеется немало хороших общедоступных работ, содержащих описание соответствующих методов.

Далее в книге излагаются полученные автором результаты субмикроскопического исследования вегетативных и генеративных апикальных меристем. Он справедливо отмечает, что углубленное изучение «этой стороны морфогенеза. . . позволит несколько шире рассмотреть онтогенез, включая в него и эмбриональные (зародышевые) фазы развития» и «прольет свет на закономерности новообразования и детерминацию отдельных гистогенов».

Чеботарь, основываясь на своих электронно-микроскопических исследованиях, показывает, что субмикроскопическая структура меристем, из которых возникают мужские и женские соцветия, на ранних этапах развития идентична. Эти меристемы в течение всего онтогенеза почти не меняются и переход их в генеративное состояние связан с биохимическими изменениями.

Основная часть книги содержит обширный материал по макроспорогенезу, женскому гаметофиту, микроспорогенезу, мужскому гаметофиту и стенке пыльника.

Результаты исследования ультраструктуры всех перечисленных образований выделены в самостоятельные разделы. Они насыщены новыми и интересными данными, и в краткой рецензии невозможно остановиться на всех вопросах, заслуживающих внимания.

Подробное описание мейоза, макро- и микроспорогенеза сопровождается прекрасными иллюстрациями. Особое внимание уделено профазе — наиболее продолжительной и сложной фазе редукционного деления. Автор скрупулезно характеризует многочисленные детали и структуры, выявленные в процессе прохождения каждой фазы мейоза. В работе приводятся линейные размеры основных структур, возникающих в процессе спорогенеза.

Описан также мейоз у тетраплоидной кукурузы и межродового гибрида кукуруза × теосинте.

Изучение ультраструктуры спермиев в процессе их образования и перемещения позволили автору дополнить представления С. Г. Навашина о самостоятельном движении спермиев покрытосемянных растений новыми фактами.

Чеботарь сумел показать возможности электронной микроскопии при исследовании эмбриологических структур, особенно всех элементов зародышевого мешка. Ультраструктура зародышевого мешка рассматривается в тесной связи со структурой окружающих его клеток нуцеллуса. Делая вывод о том, что клетки зародышевого мешка кукурузы сильно поляризованы и в зрелом состоянии четко дифференцированы, автор одновременно приходит к заключению, что женский гаметофит представляет собой единую биологическую систему с четкой физиологической координацией на всех этапах его развития.

Еще в 1969 г. А. А. Чеботарь опубликовал в «Докладах АН СССР» «Дополнительные наблюдения над ультраструктурой пыльцевого зерна», где описал ранее неизвестные структуры цитоплазмы микроспороцита и микроспор кукурузы, предложив назвать их париосомами. В книге дается их более подробное описание. Автор считает эти органеллы причастными к формированию аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума, а также к переработке веществ, поступающих из тапетума. Как показали его исследования, появление париосом приурочено к одноядерной фазе пыльцевого зерна.

Не обойдены автором монографии и случаи аномального развития гаметофитов. Показана работа советских исследователей по экспериментальному получению гаплоидных андрогенных организмов и та помощь, которую в этом оказывает эмбриология.

Двойному оплодотворению и преемственности органелл родительских партнеров отведена отдельная глава. В ней приводятся результаты микроскопических и субмикроскопических наблюдений над проникшей в зародышевый мешок пыльцевой трубкой со спермиями, а также над яйцеклеткой и другими элементами зародышевого мешка до и во время сингамии.

В этой главе Чеботарь излагает свою гомеостатическую гипотезу, трактующую двойное оплодотворение как процесс восстановления физиологических нарушений, возникающих в ходе развития и формирования половых клеток. Этим автор объясняет и процесс бурного формообразования, свойственный раннему эмбриогенезу.

До настоящего времени нет свободных от недостатков гипотез, способных дать всеобъемлющее объяснение двойному оплодотворению. Гипотеза Чеботаря оригинальна и аргументирована, хотя, как и любая гипотеза, требует определенного времени для ее проверки.

В разделе, посвященном эмбриогенезу и дифференциации зародыша, в большей мере, чем в остальных частях монографии, излагаются результаты работы по экспериментальной эмбриологии кукурузы. Здесь описывается эмбриогенез при самоопылении и межсортовом опылении, при искусственно задержанном оплодотворении, при экстремальных температурах, при воздействии паров нафталина, различных газов и физиологически активных веществ. Материал этот очень интересен с методической точки зрения, так как он может быть использован при постановке подобных опытов с другими культурами.

Своеобразен параграф о биосимметрических принципах развития в эмбриогенезе. На эмбриологических данных автор показывает проявление тех же тенденций биосимметрической дифференциации, которые наблюдаются у различных органов растений.

Основные положения работы в строгой последовательности сконцентрированы в конце монографии. Здесь затронуты важные вопросы современной фитоэмбриологии — закономерности формирования и дифференциации половых клеток, их ювенильность, органеллогенез, двойное оплодотворение, преемственность цитоплазматических структур в эмбриогенезе и др.

В книге имеется тщательно подобранный список литературы, включающий более 760 работ советских и зарубежных исследователей. Вместе с тем автор не стал злоупотреблять излишним количеством цитируемой литературы, что утяжелило бы текст.

Следует особо остановиться на качестве рисунков, электронных и микрофотографий, помещенных в книге. Автор отлично рисует и хорошо владеет техникой фотографирования. У него особая тяга к лаконичному, наглядному рисунку (см., например, рисунки 27 и 28). В этом он следует традиции С. Г. Навашина, который считал рисунок языком морфологии.

Следует отдать должное издательству «Штиинца». Книга хорошо издана, имеет оптимальные размеры, приятный вид; качество рисунков и фотографий высокое.

В результате электронно-микроскопических исследований апикальных меристем генеративных органов, формирующихся женских и мужских гаметофитов, ранних фаз эмбриогенеза автор высказывает мнение о необходимости изучения органеллогенеза клеточных структур. Широкое применение метода электронной микроскопии к эмбриологическим исследованиям позволит осуществить эту задачу.

В рецензируемой монографии на примере кукурузы поднят ряд сложных и до конца нерешенных проблем. Нам представляются оригинальными высказывания автора относительно значения двойного оплодотворения, его мысли о единой биологической системе пыльцевого зерна и пыльцевой трубки, об органеллогенезе и преемственности клеточных органелл при половом размножении, о фазах раннего онтогенеза и др.

Работа «Эмбриология кукурузы» актуальна, она будет полезна ботаникам, генетикам и селекционерам, в ней найдут много интересного и полезного цитологи и эмбриологи, занимающиеся вопросами морфогенеза и эволюции.

Л. М. Якимов и *А. И. Литвак.*

Молдавский
научно-исследовательский институт
садоводства, виноградарства и виноделия,
г. Кишинев.

Получено 28 V 1973.

УДК 019.941 : 002.01

Air Pollution and Lichens. Edited by B. W. Ferry, M. S. Baddeley and D. L. Hawksworth. The Athlone Press of the University of London, 1973 : 1—389. (**Загрязнение воздуха и лишайники.** Редакторы Б. В. Ферри, М. С. Бэдели и Д. Л. Хоксворт,1973)

H. H. TRASS. (A REVIEW)

Уже более 100 лет тому назад некоторые лихенологи (Гриндон в Манчестере в 1859 г., Нюландер в Париже в 1866 г., Стиртон в Глазго в 1874 г.) заметили, что флора лишайников городов и других населенных пунктов существенно отличается от флор нетронутых культурой ландшафтов. Это отличие в первую очередь проявляется в сравнительной бедности лихенофлоры городов, в отсутствии в последней многих гемерофобных видов (чувствительных к условиям культуры), а с другой стороны — в более массовом произрастании в городах, особенно в небольших и средних, некоторых видов лишайников. С течением времени были найдены и единичные виды, которые встречаются лишь в населенных, культурных ландшафтах, особенно в городах (например, *Lecanora conizaeoides*).

Со времен Гриндона, Нюландера и Стиртона подробно изучена лихенофлора более 100 городов Земли. Среди них такие, как Лондон, Париж, Стокгольм, Осло, Хельсинки, Вена, Нью-Йорк (Лонг-Айленд), Торонто, Каракас и др. Определены основные закономерности распространения городских лишайников, причины их зонального распределения в самих городах и в их ближайших окрестностях. Выяснено, что своеобразный видовой состав, возникновение так называемой лишайниковой пустыни (центральные и индустриальные части городов, где лишайники отсутствуют) и типичная зональность в распространении лишайников вызваны загрязненностью воздуха городов. Так как виды лишайников обладают различной чувствительностью (или же толерантностью) к загрязненному воздуху (ко многим его компонентам, но особенно к двуокиси серы), оказывается возможным на основе изучения лишайников и их синузий определять степень загрязнения воздуха городов и их частей. Этим объясняется большой практический интерес к проблеме лихеноиндикации загрязненности воздуха. Установлено, что методом лихеноиндикационного картирования можно во много раз быстрее определить основные изотоксические зоны городов, чем обыкновенным, трудоемким и дорогим, методом аэрохимических исследований.

В сентябре 1971 г. в Эксетере (Англия) состоялся I Международный микологический конгресс. На нем был организован симпозиум под названием «Лишайники и загрязнение воздуха». Этот симпозиум и стал стимулом к составлению сборника, где были бы обобщены все старые и новейшие данные об отношении лишайников к загрязненному воздуху. Но реферируемый сборник выходит из рамок проблемы «городской» лихенологии. Он имеет более широкое значение, так как в нем приводятся многие другие данные, характеризующие городскую среду и реакцию организмов на нее (статья П. Д. В. Саундерса и Ч. М. Вууда о двуокиси серы в среде, статья Т. Х. Наша III (третьего — Х. Т.) о влиянии загрязненного воздуха на другие растения, в том числе и высшие).

Первая лихенологическая статья в книге Д. Л. Хоксворта (D. L. Hawksworth) —

о методах составления карт распространения лишайников в населенных пунктах. Описываются методы картирования распространения отдельных видов, числа видов, их покрытия и встречаемости, лишайниковых зон, методы картирования на основе индекса чистоты атмосферы IAP (Index of Atmospheric Purity; Le Blanc, De Sloover, 1970) и индекса полеотолерантности (устойчивости к городским условиям) — P (вернее, IP — Index of Poleotolerance; Trass, 1968), методы трансплантации, приводятся некоторые итоги сравнительного определения содержания соединений серы в слоевище лишайников в средах с различной степенью загрязнения. Главное внимание в статье обращено на проблему индикаторного значения лишайников в отношении содержания двуокиси серы в воздухе. Приводятся шкалы эпифитных лишайников для определения среднегодового содержания SO_2 в воздухе. Шкалы обладают высокой достоверностью при содержании SO_2 30—170 мкг/м^3 воздуха.

В статье Ф. Роуза (F. Rose) «Детальное картирование в Юго-Восточной Англии» приводятся карты распространения *Parmelia caperata*, *P. perlata*, *Anaptychia ciliaris*, видов *Usnea* и *Lobaria*. Границы распространения этих лишайников хорошо совпадают с основными количественными рубежами содержания SO_2 в воздухе.

В статье Д. И. Морган-Хавса и Ф. Н. Хейнса (D. I. Morgan-Huws, F. N. Haynes) описывается распространение ряда лишайников. Даны карты распространения *Lecanora conizaeoides*, *Hypogymnia physodes*, *Evernia prunastri*, *Parmelia caperata*, *Usnea* spp., *Parmelia perlata* в окрестностях города Фаулея (графство Хемпшир). Авторы приходят к выводу, что в исследованном индустриальном районе наблюдается полное совпадение границ между зонами с различным среднегодовым содержанием SO_2 в воздухе и лишайниковыми зонами.

Д. Р. Лаундон (J. R. Laundon) дает в своей статье исторический обзор исследований лишайников городов.

В начале 50-х годов XX века польский лихенолог Ян Рыдзак выдвинул так называемую «теорию сухости», которая объясняла обеднение лихенофлоры в городах и их окрестностях не влиянием токсических газов (особенно SO_2), а относительной сухостью городского воздуха. В статье Б. Д. Коппинса (B. J. Coppins) детально рассматривается эта теория. Автор показывает ошибочность взглядов Рыдзака и несомненное отрицательное влияние SO_2 на лихенофлору городов и их окрестностей. В последнее время проведены точные экспериментальные исследования влияния SO_2 на жизнь лишайников, причем отмечается хорошее совпадение лабораторных данных с результатами экологических наблюдений в природе (труды Пирсона).

Полеоэкологические исследования (экология городских организмов) были посвящены главным образом действию на организмы двуокиси серы. В статье П. У. Джеймса (P. W. James) дана сводка исследований действия других загрязнителей (соединений тяжелых металлов, радиоактивных веществ, различных минеральных и органических удобрений, дыма, копоти и др.). В целом о действии многих широкораспространенных загрязнителей имеется еще очень мало данных.

Интересные сведения приводятся в статье О. Л. Джильбера (O. L. Gilbert) о действии фтора, содержащегося в атмосфере. Выясняется, что виды растений образуют в отношении соединений фтора четкий ряд по толерантности, начиная с очень чувствительных и кончая сравнительно резистентными к высоким концентрациям соединений этого элемента.

В сборнике имеется ряд статей по физиологии лишайников — обзор Л. К. Пирсона (L. C. Pearson), посвященный влиянию загрязнения на жизненные процессы у лишайников, большая статья Д. Ф. Фаррара (J. F. Farrar) о прогрессе в изучении физиологии лишайников, статья Д. Х. С. Ричардсона и К. И. Паккита (D. H. S. Richardson, K. J. Pucket) о влиянии двуокиси серы на фотосинтез у лишайников и статья М. С. Бэдели, Б. В. Ферри и Э. И. Финегена («M. S. Baddeley, B. W. Ferry, E. J. Finegan)о влиянии двуокиси серы на дыхание лишайников. В статье Й. Марго (J. Margot) приводятся интересные данные о влиянии двуокиси серы на соредии *Hypogymnia physodes* (на основе изучения размножения соредиального фикобионта).

Сборник завершается статьей Д. Л. Хоксворта, Ф. Роуза и Б. Д. Коппинса об изменениях флоры лишайников Англии и Уэлса под влиянием загрязнения воздуха двуокисью серы. На картах показаны местонахождения до и после 1960 г. таких лишайников, как *Usnea* spp., *Lobaria pulmonaria*, *Anaptychia ciliaris*, *Parmelia perlata*, *P. caperata*, *Ramalina* spp., *Evernia prunastri*, *Parmeliopsis ambigua*. У всех этих лишайников, кроме последнего, сильно сократилась область распространения.

В заключении М. С. Бэдели и Б. В. Ферри выделяют ряд проблем, требующих разрешения. Они особенно подчеркивают необходимость проверить многочисленные наблюдения в природе лабораторными экспериментами. Отмечаются также те проблемы, при решении которых можно успешно применять лишайники в качестве индикаторов степени загрязненности воздуха (планирование городов, выбор мест для строительства индустриальных центров и т. п.).

Появление рассмотренного сборника — большое событие в лихенологии и экологии. В этом сборнике очень полно отражены успехи в изучении лишайников населенных пунктов, освещен также ряд важнейших проблем, имеющих теоретическое и практическое значение. Советским лихенологам и экологам, изучающим индустриальные и населенные ландшафты, полезно познакомиться с этим сборником. В нашей стране имеются большие возможности для применения лихеноиндикационных методов.

Х. Х. Трасс.

Тартуский государственный университет.

Получено 5 X 1973.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (574/575)

ПАВЕЛ НИКОЛАЕВИЧ ОВЧИННИКОВ
(к 70-летию со дня рождения)

M. R. RASULOVA AND S. YU. YUNUSOV. PAVEL NIKOLAEVICH OVCHINNIKOV (TOWARDS THE 70TH BIRTH DAY)

10 апреля 1973 г. исполнилось 70 лет со дня рождения и 50 лет научной, педагогической и общественной деятельности одного из крупнейших представителей советской ботаники — систематика и ботанико-географа, действительного члена Академии наук Таджикской ССР, профессора, доктора биологических наук, заслуженного деятеля науки Таджикской ССР, Героя Социалистического Труда, директора Института ботаники АН Таджикской ССР — Павла Николаевича Овчинникова.

П. Н. родился 10 апреля 1903 г. в Уфе. Он рано потерял отца и был воспитан матерью, а позднее отчимом — Иваном Александровичем Вереитиновым, по специальности ботаником, оказавшим большое влияние на мальчика.

П. Н. учился в Уфимской гимназии, преобразованной позднее в Советскую трудовую школу, которую закончил в 1920 г. Профессор И. И. Подпера, крупнейший чешский биолог, проживавший в те годы в Уфе, был по существу его первым учителем ботаники.

В 1920 г. семья Овчинниковых переехала в Петроград. Здесь П. Н. поступил на биологическое отделение физико-математического факультета университета. Большое влияние в университете на него оказал В. Л. Комаров, который считал П. Н. одним из своих лучших учеников. Будучи студентом первых курсов, П. Н. начал работать в Главном ботаническом саду РСФСР. Вскоре появились и первые результаты его исследований, опубликованных в ряде статей по различным группам растений.

В 1921 г. молодому ученому было поручено провести под руководством проф. Н. И. Кузнецова обследование лесостепных островов в Бирском кантоне Башкирии. Материалы исследования были использованы при составлении «Карты растительности европейской части СССР» (1927—1929), соавтором которой был П. Н., а также для его работы о влиянии карста на распределение растительного покрова в Западном Приуралье.

По заданию правительства в связи со строительством первой в Советском Союзе Волховской гидроэлектростанции П. Н. изучал растительность поймы р. Волхов и оз. Ильмень. Итоги этих исследований нашли отражение в большом ботаническом очерке,[1] и в Почвенно-ботаническом атласе этого района.[2]

После службы в Красной Армии (1925—1926 гг.) П. Н. вновь возвращается к ботаническим исследованиям, проводимым на Урале, в Казахстане, в Бурято-Монголии в связи с землеустройством и выявлением новых полезных растений — кормовых, каучуконосных и др.

В 1931 г. П. Н. зачисляется научным сотрудником Главного ботанического сада Академии наук СССР (позднее Ботанический институт АН СССР). В то же время он активно участвует в составлении «Флоры СССР» (тт. II и VII), издаваемой под руководством В. Л. Комарова, и позднее в подготовке ряда региональных флор.

В 1932 г. П. Н. впервые попадает в Таджикистан. Он назначается начальником Геоботанического отряда Таджикско-Памирской экспедиции Академии наук СССР. Богатая самобытная флора Памиро-Алая покорила молодого ученого. Несмотря на отсутствие дорог, удобного транспорта и многие другие трудности, П. Н. побывал на Западном и Восточном Памире, на Гиссарском, Туркестанском и Каратегинском хребтах, на хр. Петра Первого, в Южно-Таджикской депрессии. Опубликованные им работы «Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая» («Советская ботаника», № 6, 1935 — совместно с Н. Ф. Гончаровым) и «К истории растительности юга Средней Азии» («Советская ботаника» № 3, 1940) получили высокую оценку специалистов. П. Н. стал одним из крупных знатоков флоры и растительности Памиро-Алая.

---

[1] Очерк растительности поймы р. Волхова от дер. Завижье до с. Пчевы. В кн.: Материалы по исследованию р. Волхова и его бассейна. Под ред. В. М. Розевича, вып. 9, 1926, Л.

[2] Почвенно-ботанический атлас р. Волхова и оз. Ильмень. Под ред. Прасолова, 1926.

В 1936 г. по совокупности работ П. Н. была присуждена ученая степень кандидата биологических наук. В 1941 г. он был утвержден в звании старшего научного сотрудника. Ученую степень доктора биологических наук он получил в 1946 г., успешно защитив диссертацию на тему «Горные степи Средней Азии и их происхождение». Звание профессора получил в 1954 г.

В 1941 г. П. Н. был назначен директором создававшегося тогда Института ботаники Таджикского Филиала АН СССР. На посту директора этого института он остается до настоящего времени.

В 1941—1945 гг. П. Н. был участником Великой Отечественной войны. В это время он вступил в ряды Коммунистической партии Советского Союза.

Многогранность ботанических интересов, преданность науке, обширная эрудиция и энтузиазм позволили П. Н. Овчинникову сплотить вокруг себя коллектив ученых, развернуть исследования в самых разнообразных областях ботаники, создав для этого большую сеть ботанических стационаров и станций и широко использовав производственные базы республики — лесхозы, совхозы и колхозы.

Флористические исследования, начатые на территории современного Таджикистана еще в конце прошлого века, показали удивительное разнообразие флоры Памиро-Алая, ее обилие эндемичными видами и родами, свидетельствующими о наличии здесь самостоятельных очагов видообразования; ее богатство лекарственными, пищевыми, техническими, красивоцветущими, кормовыми и многими другими ценными растениями. Поставив своей целью обобщение уже имевшихся, но разрозненных материалов, их систематизацию, критический их пересмотр, а также проведение новых обширных флористических исследований, П. Н. начал с подготовки кадров. В течение нескольких лет он читал специальные курсы по систематике и географии растений, руководил курсовыми и дипломными работами в Таджикском университете, отбирал лучших студентов в вузах республики, приглашал их для проведения дипломных работ и дальнейшей работы в институте. П. Н. начал осуществлять задуманный им план создания многотомного труда «Флоры Таджикской ССР». Уже вышло из печати четыре тома, в 1974 г. выходит пятый.

Для «Флоры Таджикской ССР» П. Н. составлены ключи и характеристики всех произрастающих в Таджикистане семейств растений. Обработано около 80 родов, в том числе такие сложные, как *Festuca*, *Bromus*, *Poa*, *Stipa*, *Betula*, *Silene*, *Ranunculus*, *Thalictrum* и др. В процессе флористических исследований П. Н. открыл и описал два новых для науки рода — *Buschia* Ovcz. и *Kughitangia* Ovcz., описал свыше 100 новых видов, из которых 24 в роде *Ranunculus*, 17 в роде *Poa*, 13 в роде *Silene*, 10 в роде *Androsace* и т. д.

Флористические исследования П. Н. Овчинникова пронизаны идеей единства происхождения флоры и растительности — флороценогенеза. В своих флористических исследованиях П. Н. и его ученики следуют концепции вида В. Л. Комарова.

Для разносторонней характеристики растений флоры Таджикистана было необходимо участие специалистов разных профилей. П. Н., привлекая для этой работы крупнейших ботаников Советского Союза, готовит и свои местные кадры по анатомии, цитологии, палинологии, кариосистематике, эмбриологии, биохимии и физиологии.

П. Н. всегда уделял большое внимание и организации изучения низших растений, имея конечной целью написание такого же фундаментального труда, как «Флора Таджикской ССР». Для подготовки кадров также привлекаются крупнейшие ученые Советского Союза. В результате в республике создан коллектив квалифицированных специалистов по различным группам низших растений, которые приступили к осуществлению задуманного им плана составления «Флоры низших растений Таджикистана».

Одновременно с инвентаризацией и изучением дикорастущей флоры Памиро-Алая, под непосредственным руководством П. Н. развернулись разносторонние исследования культурных растений. В 1946 г. в Таджикском филиале АН СССР впервые начали проводиться большие работы по физиологии хлопчатника. Изучались азотное и фосфорное питание хлопчатника, его фотосинтез; выявлялась оптимальная густота посевов; изучались стимуляторы роста этой культуры. Позднее, когда выросли кадры и была укреплена материально-техническая база, в Таджикистане был создан специализированный научно-исследовательский институт земледелия.

Своими исследованиями каучуконосных растений П. Н. Овчинников изменил существовавшие представления о неперспективности каучуконосной флоры Таджикистана. В 1947 г. им был открыт новый каучуконос — *Taraxacum tadshikorum* Ovcz., а в 1948 — новый таджикский тау-сагыз, риндак — *Scorzonera rindak* Ovcz. В 1949 г. развернулись исследования нового для Таджикистана гуттаперченосного дерева — эвкомии и была показана перспективность его культуры в Таджикистане.

Изучение лекарственных растений всегда привлекало внимания П. Н. По его ходатайству, в 1972 г. в Институте ботаники АН Таджикской ССР была создана лаборатория лекарственных растений, целью которой является не только изыскание новых, но и восстановление на территории республики уничтоженных в прошлом ценнейших растений.

При активной помощи П. Н. в лаборатории биохимии и лекарственных растений Института изучаются полезные растения: смолоносные, витаминоносные, алкалоидоносные и содержащие сапонины, кумарины и др. В последние годы изучается зольный состав растений.

Поиски новых кормовых растений, в первую очередь во флоре Памиро-Алая, изучение их в культуре определяют до некоторой степени профиль Института ботаники. Проведено широкое испытание местных и иноземных видов и сортов кормовых растений для улучшения пастбищ и сенокосов в различных природных условиях Таджикистана.

Не меньший интерес проявляет П. Н. к изучению диких плодовых растений Таджикистана, введению лучших из них в культуру. Эти исследования проводились в течение многих лет на Варзобской горной ботанической станции. Результаты их подытожены в монографиях «Дикорастущие плодовые Таджикистана» (1964) и «Флора и растительность ущелья р. Варзоб» (1971). Обе работы опубликованы под редакцией П. Н. Овчинникова.

Много сил и энергии П. Н. потратил на создание ботанических садов в системе Института ботаники АН Таджикской ССР (Душанбинский и Ленинабадский). В своей статье, опубликованной на страницах «Ботанического журнала» (№ 10, 1966), П. Н. убедительно показал, что деятельность ботанических садов нельзя отрывать от деятельности ботанических институтов. Ботанические сады Института ботаники АН Таджикской ССР входят в состав Отдела живых растений. Главной задачей этого отдела является создание возможно более полной коллекции живых растений Памиро-Алая и районов с близкими природными условиями, входящих в состав ботанико-географической области Древнего Средиземья (ОДС — по Овчинникову, 1970, 1971). Такие коллекции являются базой широких исследований по систематике, морфологии, экологии, ботанической географии, физиологии, для отбора и выведения новых форм и сортов растений и использования их в народном хозяйстве Таджикистана.

Наряду с изучением флоры П. Н. придает большое значение познанию растительности. Главным всегда оставался его интерес к познанию высших единиц фитогеосферы — типов растительности, или флороценотипов. Представление о последних П. Н. четко сформулировал в 1947 г. и развивал во многих последующих работах. Под флороценотипом П. Н. понимает совокупность растительных формаций, эдификаторы которых под влиянием определенных длительно существовавших физико-географических условий прошли единую адаптивную эволюцию. Общая адаптированность эдификаторов, несмотря на их различный систематический состав, проявляется, как показал П. Н., в общности их морфологических и биологических признаков. По П. Н., флороценотипы — это не условные единицы классификации, а исторически сложившиеся на определенной территории комплексы сообитающих видов, однозначно приспособленных к совместному произрастанию. Классификация Овчинникова положена в основу ряда опубликованных геоботанических карт Средней Азии и Таджикистана, которые изданы при его участии в качестве автора или редактора.

Установление флороценотипов невозможно без глубокого изучения составляющих их видов. Исходя из этого П. Н. организовал сеть геоботанических стационаров на территориях с различными флороценотипами Памиро-Алая. Там проводятся геоботанические, морфолого-анатомические и физиологические исследования эдификаторов основных типов растительного покрова. Стационары создаются на высоте 350 м в низкотравных полусаваннах, на высоте 780 м в шибляке, на высоте 1600 м в крупнотравных полусаваннах, на высоте 2400 м в арчевниках и на высоте 3400 — в субальпийских степях и трагакантниках. На стационарах по единой программе изучают сезонную динамику растительного покрова, биологические, экологические, морфологические, физиологические и другие особенности эдификаторов древесной и травянистой растительности, сезонное накопление растительной массы, определяют биологическую продуктивность, проводят опыты по обогащению природных фитоценозов высокопроизводительными культурными растениями. Оценивая эти исследования, Е. М. Лавренко и А. Л. Тахтаджян на страницах «Ботанического журнала» (т. 52, № 7, 1967) отметили, что нигде в нашей стране стационарные исследования не получили такого широкого развития, как в Таджикистане.

Значительное место в исследованиях П. Н. Овчинникова занимал вопрос о ботанико-географическом районировании Памиро-Алая и прилегающих к нему районов. Определив по-новому границы ботанико-географической Области Древнего Средиземья и состав ее основных флороценотипов, П. Н. раскрыл картину эволюции растительного покрова. Он установил несколько этапов этой эволюции, в основе которых лежали смены палеопантропических и палеобореальных флор прошлого (геофлор), предшествовавших современной, по своей сущности древней флоры; последняя возникла в связи с грандиозным неогеновым формообразованием, охватившим территорию бывшего Тетиса.

На основе палеоботанических исследований, развернутых им в Институте ботаники (результаты их получили только частичное отражение в опубликованных работах) П. Н. считает, что современная флора и растительность Средней Азии возникли не из пустынных флорогенетических комплексов (как это утверждали некоторые ботаники), а из некогда широко распространенных мезофильных комплексов. Палеоботанические находки дуба, дзельквы, липы, ели, граба, бука и других пород на территории Памиро-Алая являются тому доказательством.

В этом кратком сообщении мы, естественно, не могли остановиться на всех сторонах научной деятельности П. Н. Овчинникова, но даже и то, что отмечено здесь, показывает, сколь многогранны и плодотворны его научные исследования в Таджикистане. Не случайно поэтому в упоминавшейся выше статье Е. М. Лавренко и А. Л. Тахтаджяна подчеркнуто поразительно быстрое развитие ботанических исследований в Таджикистане в последние годы; отмечено, что Институт ботаники АН Таджикской ССР принадлежит к числу наиболее интересных и активно работающих научных ботанических учреждений нашей страны, за что он и был удостоен ордена Трудового Красного Знамени. Лавренко и Тахтаджян отмечают, что в этом большая заслуга бессменного руководителя Института П. Н. Овчинникова.

П. Н. многие годы посвятил изучению флоры и растительности Таджикистана. Им опубликовано свыше 300 работ, его именем названы многие виды растений. Он подготовил и продолжает готовить к научной деятельности многих талантливых, влюбленных в свою науку ботаников. По материалам исследований, проводимых в Институте ботаники АН Таджикской ССР, защищено около 60 диссертаций на соискание степени доктора и кандидата биологических наук, из них под непосредственным руководством П. Н. — 17. Многие ученики П. Н. Овчинникова сейчас возглавляют в республике целые направления в биологической науке, работают на руководящих постах в исследовательских и учебных институтах Таджикистана.

П. Н. уделял и продолжает уделять много внимания партийной и общественной работе. Ученый-коммунист, он был депутатом Душанбинского городского совета, депутатом Верховного Совета Таджикской ССР 6-го созыва. П. Н. является членом Президиума Академии наук Таджикской ССР с 1951 г. В 1957—1967 гг. он возглавлял Отделение биологических наук республиканской академии. П. Н. — член совета ВБО и Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира СССР», он является членом Ученого совета Отделения биологических наук АН Таджикской СССР и Объединенного межвузовского совета по естественным наукам в Таджикистане.

Партия и правительство Таджикистана высоко ценят заслуги П. Н. Овчинникова. В 1951 г. он был избран членом-корреспондентом, а в 1957 г. — действительным членом Академии наук Таджикской ССР. В 1963 г. ему было присуждено почетное звание заслуженного деятеля науки. П. Н. награжден орденами Ленина и Трудового Красного Знамени, двумя орденами Знак почета, медалями «За трудовую доблесть», «За победу над Германией», «За доблестный труд в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина». В 1969 г. ему присвоено звание Героя Социалистического Труда.

Свой славный юбилей Павел Николаевич Овчинников встречает полный творческих замыслов. Пожелаем ему доброго здоровья, успехов в его плодотворной деятельности на благо советской науки.

Список работ П. Н. имеется в брошюре «Павел Николаевич Овчинников» (изд. 2-е, исправленное и дополненное, изд. «Дониш», Душанбе, 1973).

М. Р. Расулова и *С. Ю. Юнусов.*

Институт ботаники
Академии наук Таджикской ССР,
г. Душанбе.

Получено 25 IV 1973.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (47+57) 006.3 : 5761.3 : 5761.0001.2 : 582.271

ПЕРВЫЙ ВСЕСОЮЗНЫЙ СИМПОЗИУМ «ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ»

(Вильнюс, 27 сентября 1973 г.)

L. N. VOROBIEV. FIRST ALL-UNION SYMPOSIUM «*CHAROPHYTA* ALGAE AND THEIR USE IN THE BIOLOGICAL RESEARCH», VILNIUS, 27 SEPTEMBER 1973

Задачей состоявшегося симпозиума было подробное ознакомление исследователей с современным уровнем знаний в области экологии, систематики, морфологии и географического распространения *Charophyta*, а также с успехами в изучении физико-химической биологии клетки и ее мембранных структур, достигнутыми при использовании этих водорослей в качестве тест-объекта. Столь большой охват аспектов изучения харовых водорослей определяется теми многообразными возможностями, которые предоставляют биологам разных специальностей эти удивительные объекты природы.

На симпозиуме были представлены научные и педагогические учреждения ряда городов Советского Союза: Москвы, Ленинграда, Вильнюса, Свердловска, Тбилиси, Ташкента, Алма-Аты, Одессы, Курска (Институт биофизики АН СССР, Московский, Вильнюсский, Тбилисский, Ташкентский и Одесский университеты, Ботанический институт АН СССР, институты ботаники АН Литовской ССР и Казахской ССР, Агрофизический институт ВАСХНИЛ и др.).

Симпозиум открылся пленарными докладами. В докладе **А. И. Минкявичуса** «Понятие вида у харовых водорослей и их использование в качестве модельных объектов» основное внимание было обращено на характерное строение различных видов и их диагностические признаки. Он указал, что при использовании гигантских клеток *Charophyta* в качестве модельных объектов необходимо точно знать морфологические особенности и видовую принадлежность испытуемого организма. В разряд критических видов, трудно и условно отграничиваемых от других близких видов, докладчиком отнесены *Nitella flexilis*, *N. opaca* и *N. mucronata*, которые в настоящее время часто встречаются в работах физиологов и биофизиков. К «хорошим» видам харовых водорослей, не вызывающим существенных разногласий среди харологов, могут быть отнесены: *Nitellopsis obtusa* (однако он пока мало используется в физико-химических исследованиях), *N. translucens* (с которой работает большинство западноевропейских исследователей) и *Nitella syncarpa* (с ней стали экспериментировать советские исследователи). Систематикам, по мнению докладчика, предстоит еще большая работа, особенно в связи с тем, что значение познания харофитов выходит далеко за пределы альгологии и приобретает все большую роль в других отраслях биологии.

В докладе **М. М. Голлербаха** «Современные направления в морфологии и систематике харовых водорослей», опубликованном в сборнике, содержащем доклады, сделанные на симпозиуме, также подчеркивается, что все возрастающее использование харовых водорослей в качестве тест-объектов в различных экспериментальных исследованиях значительно повышает требования к глубине и четкости наших представлений об их морофологии и систематике. Голлербах критически проанализировал современные направления в харологии и дал ряд важных рекомендаций, выполнение которых необходимо при проведении биологических исследований с клетками харовых водорослей.

В докладе **Л. Н. Воробьева** «Харовые водоросли как классический объект физиологических и биофизических исследований» был сделан обзор работ на двух этапах их изучения: в 1900—1940 и в 1955—1973 гг. В настоящее время клетки харовых водорослей можно считать классическим объектом исследований. Целый ряд новых методических приемов (микроэлектродная техника, микрохимический анализ, электрохимические микродатчики и др.) и теоретических подходов (изучение закономерностей проницаемости и др.) был впервые разработан на харофитах, а в дальнейшем применен и на животных объектах. Благодаря большим размерам клеток харовых их внутреннее строение можно наблюдать весьма отчетливо. Это создает благоприятные возможности для электрохимических исследований их мембранной системы (клеточная оболочка, плазмалемма и тонопласт), механизмов подвижности цитоплазмы, биоэнергетических процессов и адаптационных реакций. Особый интерес представляет изучение регулирования проницаемости клетки, мембраны которой, как показывают исследования автора, образуют лабильную динамическую систему; вследствие этого функция главного диффузионного барьера может переходить от плазмалеммы к тонопласту в зависимости от ионного состава среды, температуры, действия разобщителей окислительного фосфорилирования.

В докладе были отмечены новые «точки роста» исследований: применение метода фиксации напряжения, перфузия клеток, опыты с цитоплазматическими каплями, внедрение малоизученных объектов (*Nitellopsis*), регулирование скорости движения цитоплазмы нейромедиаторами, использование харофитов как объектов-индикаторов загрязнения среды и в радиоэкологических исследованиях. В обозримом будущем, по мнению докладчика, можно ожидать новых подходов к решению такой проблемы, как регулирование ионного транспорта, особенно важной для познания процессов возбуждения клеток и управления минеральным питанием растений. Однако еще отстают работы по биохимии и генетике харовых водорослей.

В первом разделе симпозиума «Харовые водоросли, их распространение и роль в жизни водоемов» были представлены 23 доклада по биогеоценологии, морфологии, систематике, химии и радиоэкологии. В настоящее время на территории Литвы (И. Ю. Трайнаускайте, И. Б. Шаркинене), Украины (И. И. Погребняк и др.), Белоруссии (П. И. Бурдыко), Узбекистана (Р. Ш. Шоякубов и др.) обнаружено более 30 видов, в том числе ряд ископаемых харофитов (Л. К. Красавина).

Ряд исследователей указал на важную роль харовых как субстрата для развития зообентоса (А. И. Григялис), в питании речных раков (Я. М. Цукерзис и др.), конкурентных взаимоотношений харовых и фито- и бактериопланктона при потреблении питательных веществ (К. К. Янкявичус). Они отметили полезное значение харовых водорослей.

Большой интерес представляют работы по экологии харовых водорослей (И. Б. Шаркинене, И. Ю. Трайнаускайте, В. А. Костин и др.), которые могут дать новый материал для познания механизмов экологических адаптаций. Определение химического состава харофитов (Ш. Ж. Тажибаев и др., Е. П. Сакалаускене и др., Е. Н. Одинцова, Г. В. Шлапкаускайте) показало, что определенные виды могут рассматриваться как индикаторные. Это особенно четко было продемонстрировано в радиоэкологических исследованиях накопления стронция и цезия как в природных, так и экспериментальных условиях (Д. П. Марчюленене, Р. Ф. Душаускене-Дуж, Н. А. Чибирайте). Клетки харовых водорослей позволяют подойти к изучению роли отдельных внутриклеточных компонентов (Н. А. Чибирайте, Д. П. Марчюленене, Г. Г. Поликарпов), к исследованию влияния ионов калия и кальция, находящихся во внешней среде, на поглощение радионуклидов; это открывает возможности комплексных исследований по экологической физиологии и биофизике мембран.

Во втором разделе симпозиума «Механизмы проницаемости и возбудимости клеток харовых водорослей» были рассмотрены различные аспекты изучения мембран харофитов: биоэлектрические потенциалы в условиях, близких к природным (Э. Б. Мотеюнене и др., Ю. П. Федулов, Л. Н. Воробьев), и в модельных экспериментах с внутриклеточной перфузией (Г. Н. Берестовский и др.), спонтанная генерация биоэлектрических потенциалов (А. Н. Зубов, В. Л. Кудасова, Л. В. Платонова, Р. Ю. Жилюкас и др.), методы измерения вольтамперных характеристик (Е. Е. Анисимов и др., В. Я. Водяной и др., В. З. Луневский и др., М. Н. Гончарик и др., Г. А. Волков и др.). Большая серия докладов была посвящена исследованию механизмов связи фотосинтеза и дыхания с генерацией биопотенциалов (В. К. Андрианов и др.), исследованию потоков ионов калия, натрия и хлора при смене световых условий (О. В. Гавковская, Л. Г. Яглова), фотоиндуцированной гиперполяризации плазмалеммы (В. В. Петрушенко, Л. А. Мисюк, Г. А. Волков и др.).

Суммируя основные выводы докладов, можно отметить, что получение адекватных биоэлектрических характеристик харофитов с использованием микроэлектродной техники требует длительных измерений до 1.5—2.0 часов, поскольку наблюдается несколько дискретных уровней мембранных потенциалов, один из которых соответствует K^+-равновесному потенциалу, а остальные могут быть выше или ниже этого относительно устойчивого уровня. Большой интерес в этой связи представляют такие малоизученные объекты харофитов, как ризоиды и зеленые клетки *Nitellopsis obtusa*, которые имеют «гигантские» величины мембранных потенциалов (—220 мв и даже —250 мв), значительно превышающие K^+-равновесные потенциалы (—170 мв). По-видимому, для клеток *N. obtusa* характерна метаболическая составляющая биоэлектрической разности потенциалов, тесно связанная с внутриклеточными биоэнергетическими процессами. Фотоиндуцированная гиперполяризация мембранных потенциалов (до 200 мв и более) клеток *Nitella* также свидетельствует, вероятно, о появлении такой активной составляющей биоэлектрических потенциалов, величина которой контролируется взаимодействием фотосинтетических процессов и дыхания.

Ряд докладов этого раздела симпозиума касался вопросов регулирования проницаемости мембран при действии микроэлементов — бора, кобальта (Л. Н. Воробьев, С. Е. Плеханов), никеля (Р. Ю. Жилюкас и др.), цезия (Э. Б. Мотеюнене и др.), а также при появлении в окружающей среде пестицидов (В. В. Петрушенко, И. А. Воробьева).

Харовые водоросли и в этой новой области исследований представляют собой весьма удобные объекты для оценки функционального состояния клеток, оптимальной зоны регулируемых параметров проницаемости и критических концентраций веществ. Один из новых аспектов биологических исследований на клетках харофитов был представлен в докладе **Д. А. Ониани, Л. Н. Воробьева и А. Н. Кудрина**, обнаруживших циклическое регулирование нейромедиаторами (адреналин, норадреналин и др.) подвижности цитоплазмы. Это указывает на важную роль катехоламинов в биоэнергетике и физиологической устойчивости клеток не только животных, но и растений.

Таким образом, материалы симпозиума показывают, что круг биологических исследований, которые связаны с харовыми водорослями, в настоящее время весьма велик и имеет тенденцию к расширению. Познание харовых водорослей продолжает стимулировать появление новых экспериментов и методических подходов в физиологии и биофизике клетки, экологии и генетике, и объединяет исследователей самых различных направлений.

Следует отметить, что проведение данного симпозиума явилось одной из новых форм организации научной работы и общения исследователей, объединенных одним объектом изучения. Можно полагать, что целенаправленность физиологов растений и животных, биофизиков, ботаников, зоологов и экологов, сосредоточивших на харовых водорослях разработку многих современных биологических проблем, повысит эффективность научных работ и откроет новые возможности в установлении общебиологических закономерностей. К многообещающим направлениям в этой связи можно отнести исследования по биофизике мембран, загрязнению среды, радиоэкологии, физиологии адаптаций и устойчивости.

Материалы к всесоюзному симпозиуму по изучению харовых водорослей изданы отдельным сборником «Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки» (Институт ботаники АН Литовской ССР, Вильнюсский государственный университет, Вильнюс, 1973 г., 474 стр.). Этот сборник материалов может быть использован как справочное пособие по современным аспектам изучения биологии харовых водорослей для широкого круга читателей.

Л. Н. Воробьев.

**Московский
государственный университет.**

Получено 11 XII 1973.

Vol. LIX *№ 7*

July, 1974

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

V. M. Schmidt. The quantitative indices in comparative study of floras . . . 929

A. S. Karpenko. The study of connection between vegetation and soil texture in the Middle Cis-Ural region by means of comparing vegetation and soil maps . . . 941

Yu. E. Petrov. The distribution of sea benthic algae as a result of influence of a system of factors . . . 955

Yu. P. Kozhevnikov. An analysis of the flora of the Telekaj Grove area (Central Chukotka) . . . 967

Yu. V. Gamaley. The symplastic contacts in minor veins of *Fraxinus* leaf (on the transport of sugars in the leaf) . . .

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . 988

N. I. Karayeva and **A. Ya. Shevchenko.** On the methods of diatom algae investigation in scanning electron microscope. (988).

REPORTS . . . 992

N. V. Lovelius. On the possibility of evaluating the effect of the super-new stars' explosions on the aceretion of arboreal species. (992). — **L. N. Alekseenko.** Dispersion analysis of the effect of ecological conditions on the variability of water contents in leaves of meadow plants. (996). — **L. I. Kitsing, T. M. Koroleva** and **V. V. Petrovsky.** Flora of vascular plants from the Rogers-harbour vicinity (Wrangel Island). (1002). — **O. S. Grebenshchikov.** On some species of *Carpinus*, their communities and geographical distribution. (1013). — **G. E. Safonov.** *Hyalea pulchella* (Ledeb.) C. Koch (*Compositae*) in the European part of the U. S. S. R. (1019). — **V. P. Goloskokov.** Once more about the hackberry *Celtis caucasica* Willd. in Jungarsk Alatau. (1020). — **Yu. A. Pchyolkin** and **N. S. Rakov.** On the problem of conservation of rare and disapearing plants in the flora of Ulyanovsk district. (1022). — **G. S. Kalenov** and **S. D. Karshenas.** Distribution of *Salsola arbuscula* Pall. in Turkmenia. (1025). — **V. S. Chupov.** The hybrid *Anemone altaica*×*A. uralensis.* (1031). — **A. B. Georgievsky.** The restauration of the Repetek Haloxylon ammodendion communities. (1033). — **M. V. Baranova.** The types of seed germination and development of seedlings in *Lilium* L. species. (1045). — **I. G. Zavadskaya** and **H. G. Shukhtina.** On the influence of water regime on the thermoresistance of leaf cells of heathardened plants *Tradescantia fluminensis* Vell. (1055). — **S. K. Kozhevnikova** and **L. V. Makhaeva.** The germination biology of seeds of hibernating weeds. (1059).

REVIEWS . . . 1063

S. A. Gribova. Actual problems of vegetation cartography («Geobotanical mapping». 1963—1972). (1063). — **S. Yu. Turdiev.** Tropical and subtropical plants in conservatories of the Botanical institute, Academy of sciences of the U. S. S. R. (1066). — **L. M. Yakimov** and **A. I. Litvak.** *A. A. Chebotar.* Embryology of *Zea mays.* 1972. (1067). — **H. H. Trass.** Air pollution and Lichenes. 1973. (1069).

ANNIVERSARIES . . . 1071

M. R. Rasulova and **S. Yu. Yunusov.** Pavel Nikolaevich Ovchinnikov (Towards the 70th birth day). (1071).

CHRONICLE . . . 1075

L. N. Vorobiev. First All-Union Symposium «*Charophyta* algae and their use in the biological research», Vilnius, 27 September 1973. (1075).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. М. Шмидт. Количественные показатели в сравнительной флористике . . . 929

А. С. Карпенко. Изучение связи растительности и механического состава почв в Среднем Предуралье путем сопоставления геоботанической и почвенной карт 941

Ю. Е. Петров. Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов 955

Ю. П. Кожевников. Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей (Центральная Чукотка) 967

Ю. В. Гамалей. Симпластические связи в мелких жилках листа *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) 980

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 988

Н. И. Караева и А. Я. Шевченко. К методике исследования диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе. (988).

СООБЩЕНИЯ 992

Н. В. Ловелиус. К возможности оценки воздействия взрывов сверхновых звезд на прирост древесных пород. (992). — **Л. Н. Алексеенко.** Дисперсионный анализ влияния экологических условий на изменчивость содержания воды в листьях луговых растений. (996). — **Л. И. Китсинг, Т. М. Королева, В. В. Петровский.** Флора сосудистых растений окрестностей бухты Роджерс (остров Врангеля). (1002). — **О. С. Гребенщиков.** О некоторых видах граба, их сообществах и географическом распространении. (1013). — **Г. Е. Сафонов.** *Hyalea pulchella* (Ledeb.) C. Koch в европейской части СССР. (1019). — **В. П. Голоскоков.** Еще раз о каркасе *Celtis caucasica* Willd. в Джунгарском Алатау. (1020). — **Ю. А. Пчелкин и Н. С. Раков.** К вопросу об охране редких и исчезающих растений во флоре Ульяновской области. (1022). — **Г. С. Каленов и С. Д. Каршенас.** Распространение *Salsola arbuscula* Pall. в Туркмении. (1025). — **В. С. Чупов.** Гибрид *Anemone altaica*×*A. uralensis*. (1031). — **А. Б. Георгиевский.** Восстановление черносаксаульников в Репетекской долине (Туркмения). (1033). — **М. В. Баранова.** Типы прорастания семян и развитие сеянцев у видов *Lilium* L. (1045). — **И. Г. Завадская и Г. Г. Шухтина.** Влияние водного режима на теплоустойчивость клеток листьев растений *Tradescantia fluminensis* Vell., закаленных нагревом. (1055) — **С. К. Кожевникова и Л. В. Махаева.** Биология прорастания семян зимующих сорняков. (1059).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1063

С. А. Грибова. (Рецензия). Актуальные проблемы картографии растительности («Геоботаническое картографирование». 1963—1972. (1063). — **С. Ю. Турдиев.** (Рецензия). Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР. 1973. (1066). — **Л. М. Якимов и А. И. Литвак.** *А. А. Чеботарь.* Эмбриология кукурузы. 1972. (1067). — **Х. Х. Трасс.** (Рецензия). Загрязнение воздуха и лишайники. 1973. (1069).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1071

М. Р. Расулова и С. Ю. Юнусов. Павел Николаевич Овчинников. (К 70-летию со дня рождения). (1071).

ХРОНИКА 1075

Л. Н. Воробьев. Первый Всесоюзный симпозиум «Харовые водоросли и их использование в биологических исследованиях» (Вильнюс, 27 сентября 1973 г.). (1075).

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ КНИГИ:

Цицин Н. В. Ботанические сады СССР. 20 л. *1 р. 75к.*

В книге изложены сведения, характеризующие более чем 100 ботанических садов Советского Союза. Рассматриваются история создания и развития сада, его современное состояние (географическое местоположение, размер занимаемой земельной площади, климатическая характеристика местности, структура сада, состав и объем коллекций, цели и задачи, итоги научно-исследовательской деятельности и научно-просветительной работы, роль сада в обогащении флоры данного региона).

Шулькина Т. В. Каменистые сады. (Ассортимент растений). 8 л. *80 к.*

В книге изложены приемы создания каменистых горок и описан ассортимент растений, используемых на них (около 200 наиболее перспективных видов). Книга заполняет существенный пробел в нашей литературе по садоводству.

ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ КНИГ ПОЧТОЙ ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:

117464 Москва, В-464, Мичуринский проспект, 12,
магазин «Книга — почтой» Центральной конторы «Академкнига»;
197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7,
магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига»
или в ближайшие магазины «Академкнига»

480391 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97; **370005 Баку**, ул. Джапаридзе, 13; **320005 Днепропетровск**, проспект Гагарина, 24; **734001 Душанбе**, проспект Ленина, 95; **664033 Иркутск**, 33, ул. Лермонтова, 303; **252030 Киев**, ул. Ленина, 42; **277012 Кишинев**, ул. Пушкина, 31; **443002 Куйбышев**, проспект Ленина, 2; **192104 Ленинград**, Д-120, Литейный проспект, 57; **199164 Ленинград**, Менделеевская линия, 1; **199004 Ленинград**, 9 линия, 16; **103009 Москва**, ул. Горького, 8; **117311 Москва**, ул. Вавилова, 55/7; **630090 Новосибирск**, Академгородок, Морской проспект, 22; **630076 Новосибирск**, 91, Красный проспект, 51; **620151 Свердловск**, ул. Мамина-Сибиряка, 137; **700029 Ташкент**, ул. К. Маркса, 29; **700029 Ташкент**, Л-29, ул. Ленина, 73; **700100 Ташкент**, ул. Шота Руставели, 43; **634050 Томск**, наб. реки Ушайки, 18; **450075 Уфа**, Коммунистическая улица, 49; **450075 Уфа**, проспект Октября, 129; **720001 Фрунзе**, бульвар Дзержинского, 42; **310003 Харьков**, Уфимский пер., 4/6.

К ст. Ю. В. Гамалея стр. 982

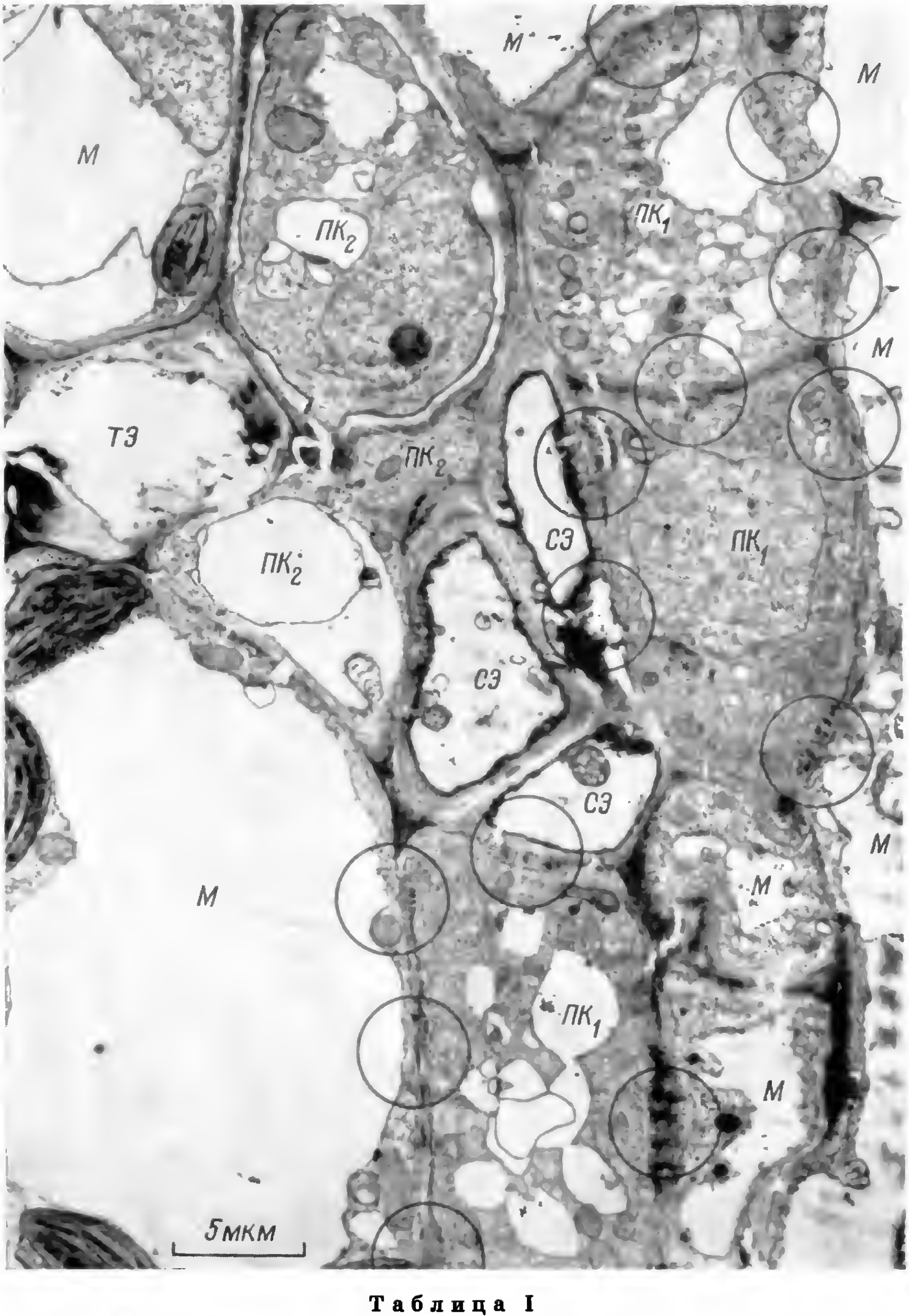


Таблица I

Общий вид поперечного среза мелкой жилки листа *Fraxinus ornus* L., ×4000.

Кружками отмечены места расположения плазмодесменных полей. Условные обозначения к таблицам I—IV: *М* — клетка мезофилла; *СЭ* — ситовидный элемент; *ТЭ* — трахеальный элемент; *ПК*$_1$ — паренхимная клетка флоэмы; *ПК*$_2$ — паренхимная клетка иного типа. *ко* — клеточная оболочка; *пл* — плазмалемма; *пд* — плазмодесма; *пп* — плазмодесменное поле; *к* — каллоза; *я* — ядро; *яд* — ядрышко; *м* — митохондрия; *п* — пластида; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулюм; *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулюм; *в* — вакуоль; *т* — тонопласт.

К стр. 982

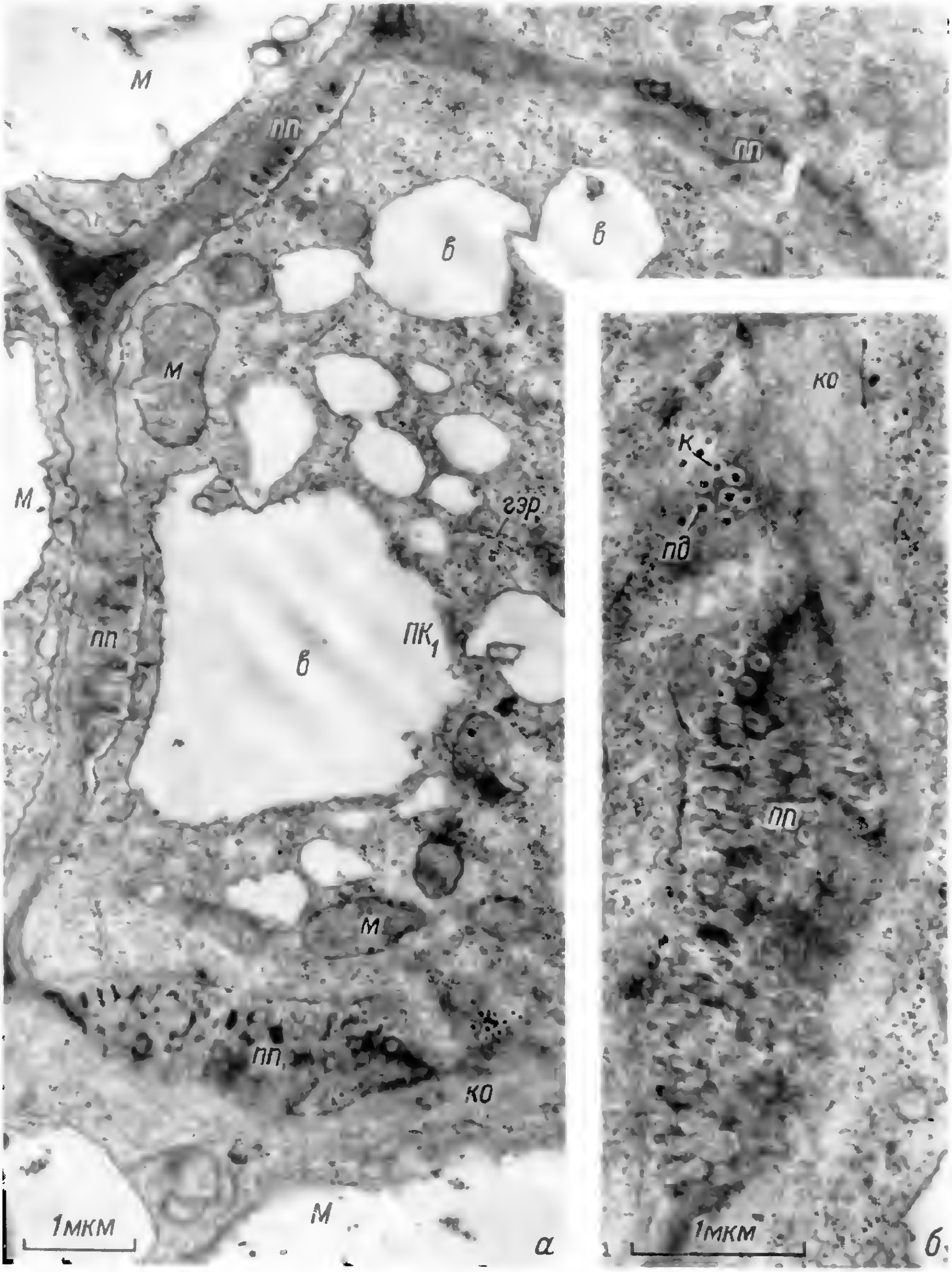


Таблица II

Плазмодесменные поля в оболочке паренхимной клетки флоэмы мелкой жилки листа *Fraxinus ornus* L.

а — плазмодесменные поля на стенках, общих с клетками мезофилла, ×16 000; *б* — деталь, изображающая одно из плазмодесменных полей ×25 000.

К стр. 982

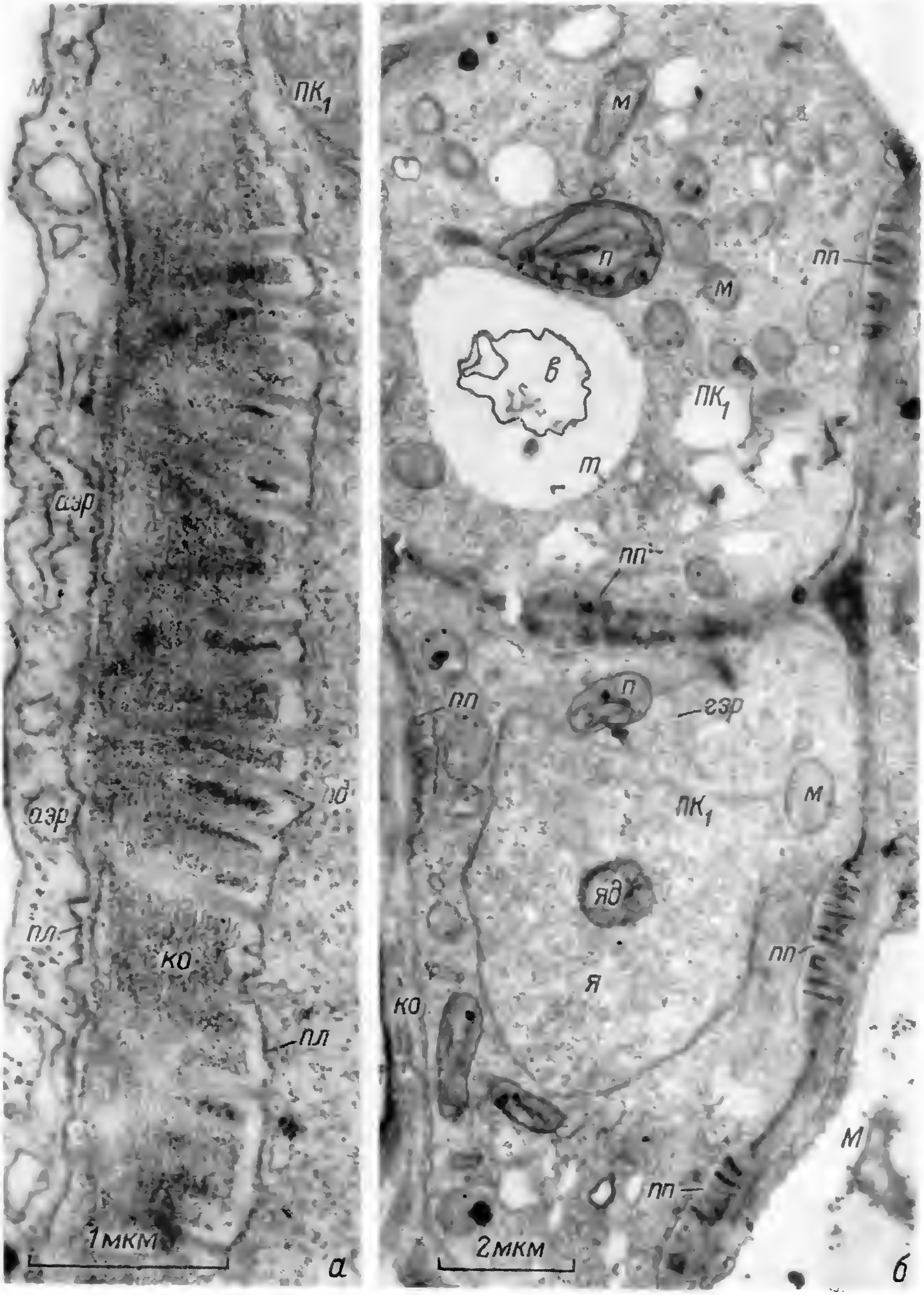


Таблица III

Плазмодесменные поля в оболочке паренхимных клеток флоэмы мелкой жилки листа *Fraxinus ornus* L.

а — деталь оболочки с плазмодесменным полем, ×40000; *б* — поперечный срез двух паренхимных клеток, ×10 000. *В левой части* снимка *б* расположено плазмодесменное поле, обращенное к ситовидному элементу; *в правой* — три плазмодесменных поля, обращенных к клеткам мезофилла; *в центре* — плазмодесменное поле между соседними паренхимными клетками.

К стр. 982

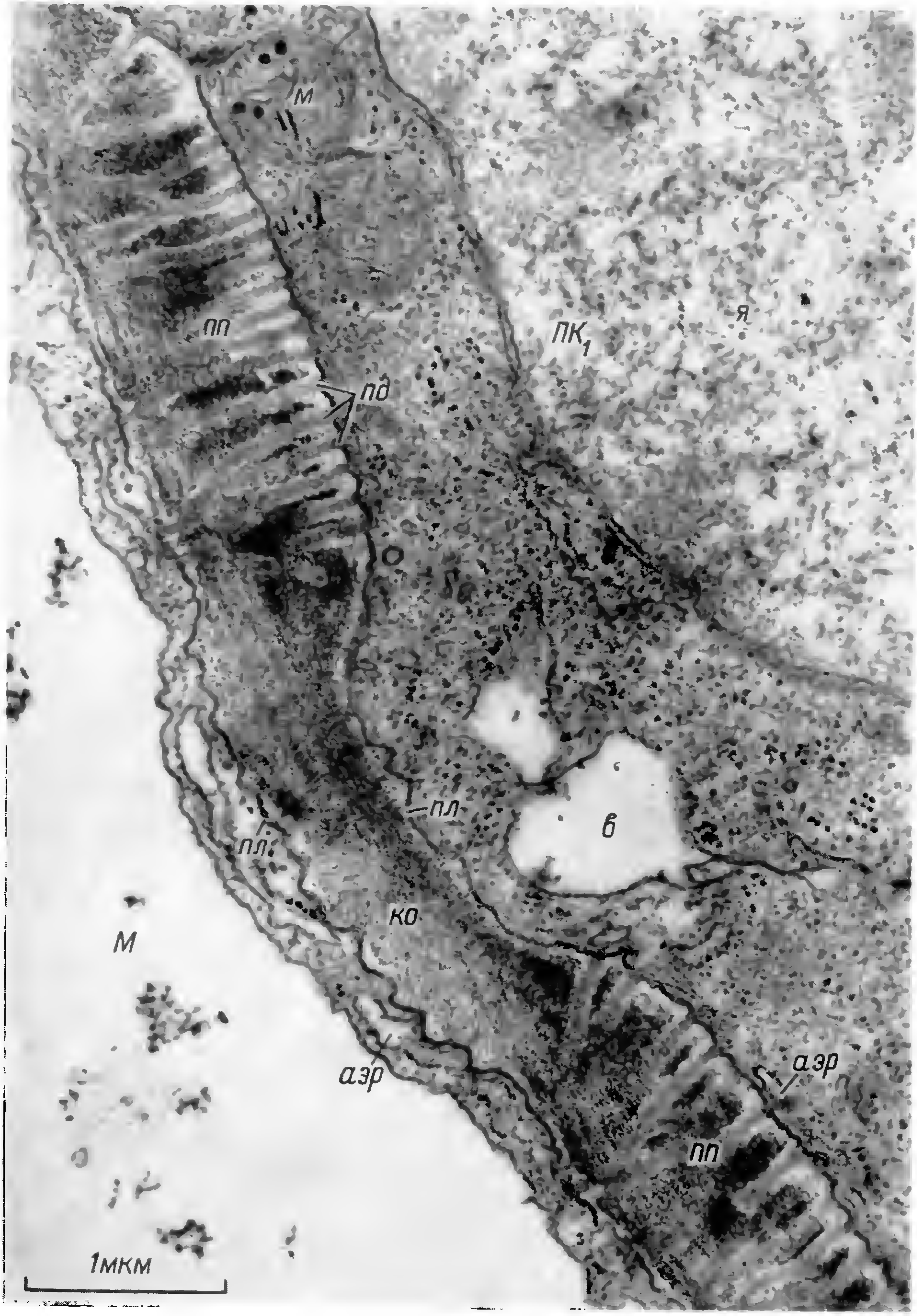
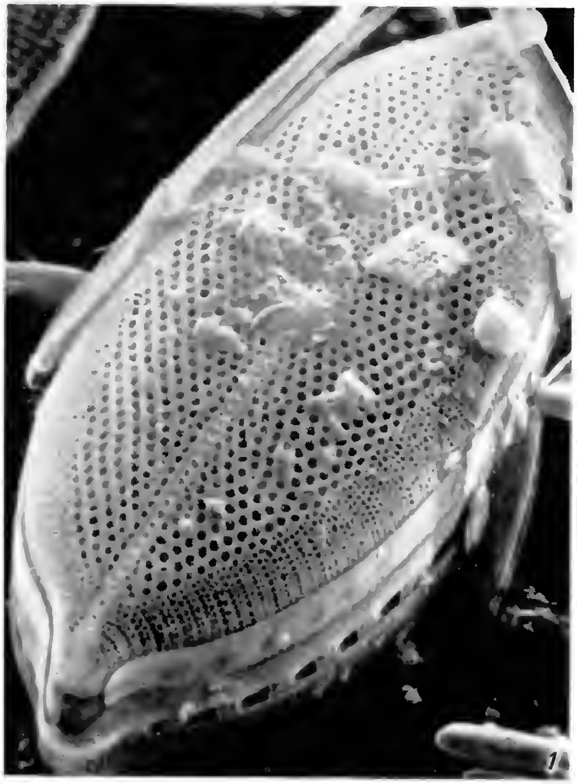


Таблица IV

Два плазмодесменных поля в стенке между паренхимной клеткой и клеткой мезофилла мелкой жилки листа *Fraxinus ornus* L.

Оболочка в участках локализации плазмодесм утолщена со стороны паренхимной клетки. Плазмодесмы видны в продольном разрезе. Некоторые из них ветвятся в районе срединной пластинки, причем ветвление происходит в направлении паренхимной клетки.



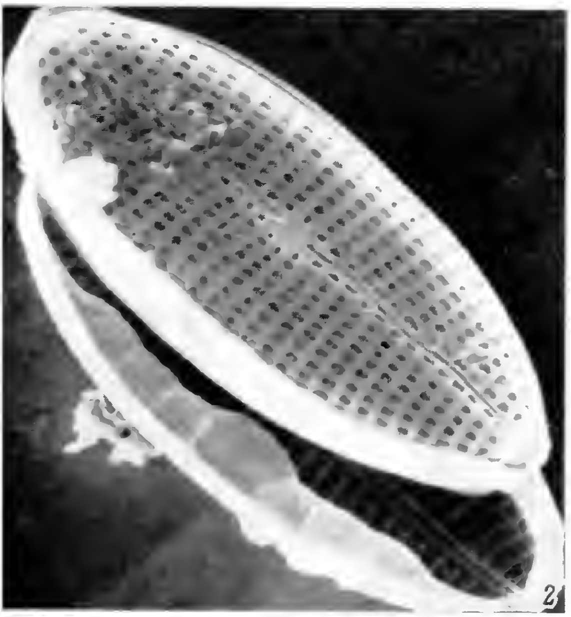
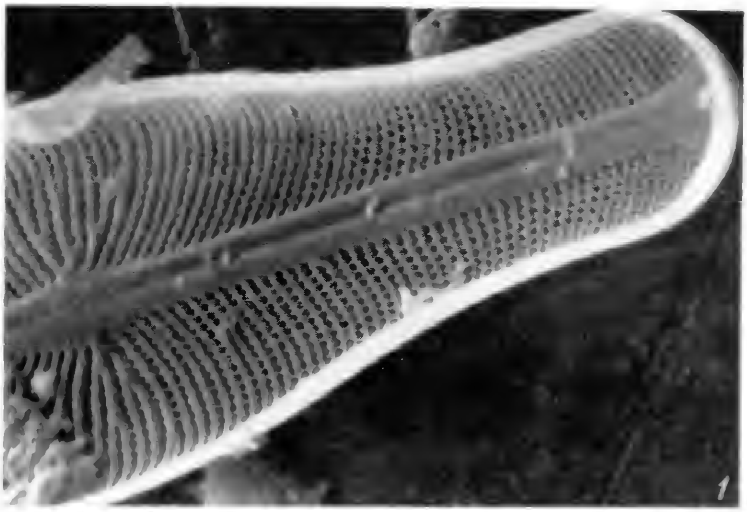
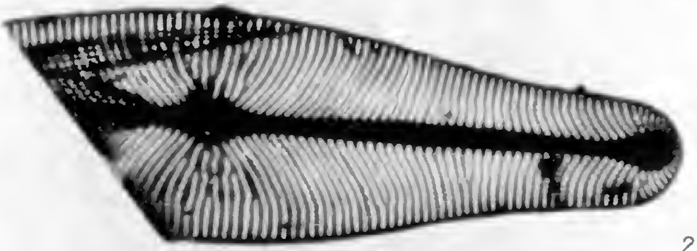


Таблица I

1 — *Mastogloia angulata* Lewis — панцирь, ×2460 (СЭМ); *2* — *M. pusilla* Grun. — панцирь, ×6000 (СЭМ).

К стр. 990





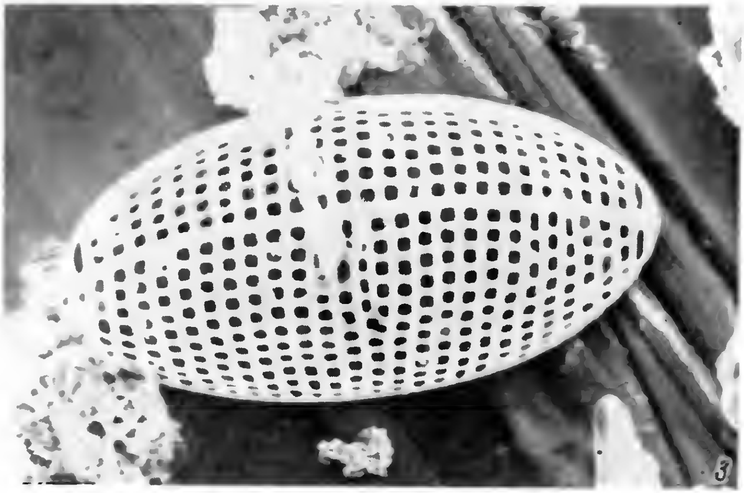


Таблица II

1, 2 — *Navicula intricata* Kar. *1* — ×7380 (СЭМ); *2* — ×3600 (ТЭМ); *3* — *Achnanthes brevipes* var. *parvula* (Kütz.) Cl., ×3690 (СЭМ).

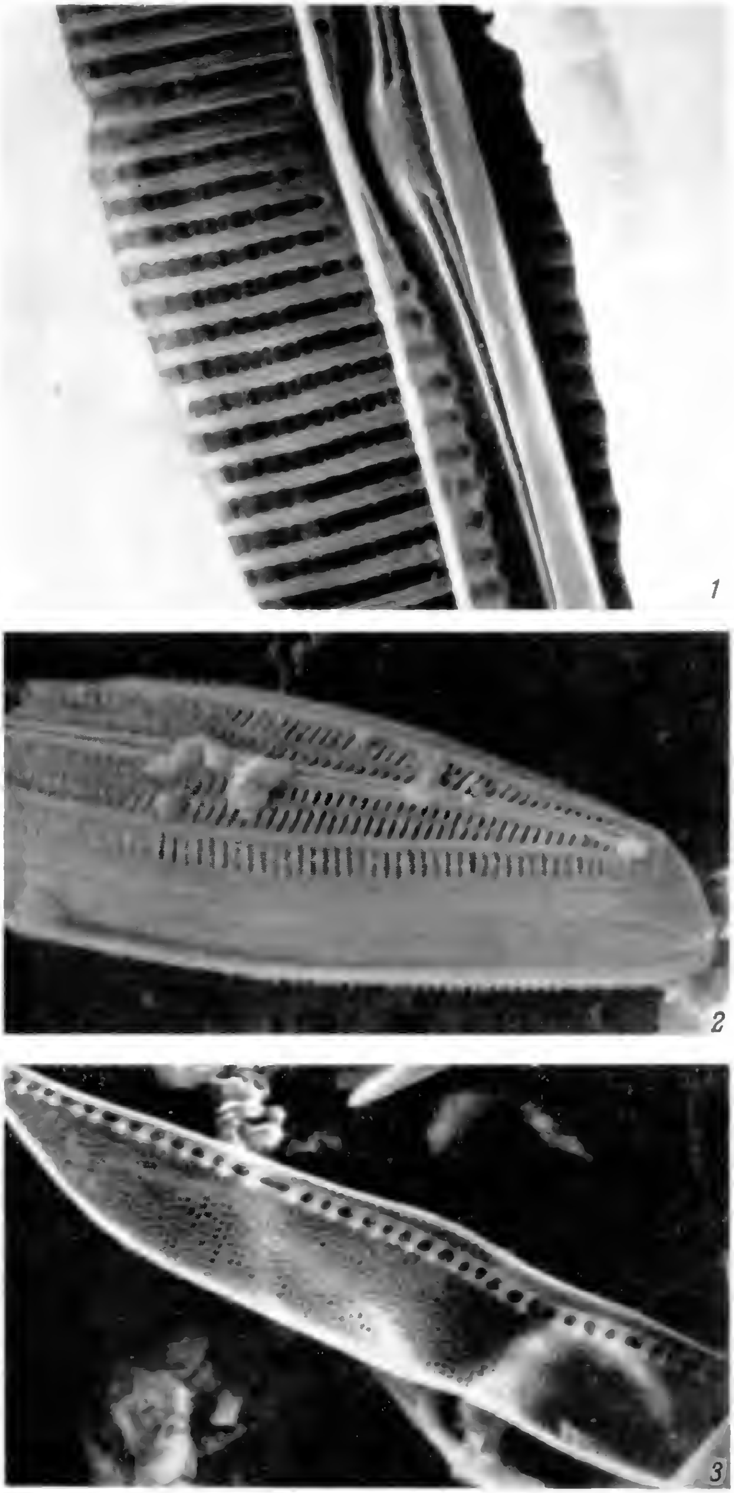


Таблица III

1 — *Mastogloia baltica* Grun. — часть внутренней поверхности створки, ×11 000 (СЭМ); *2* — *Caloneis savitschii* Kar. — часть панциря, ×7000 (СЭМ); *3* — *Nitzschia obtusa* var. *scalpelliformis* Grun., часть створки, ×3690 (СЭМ).

К стр. 990

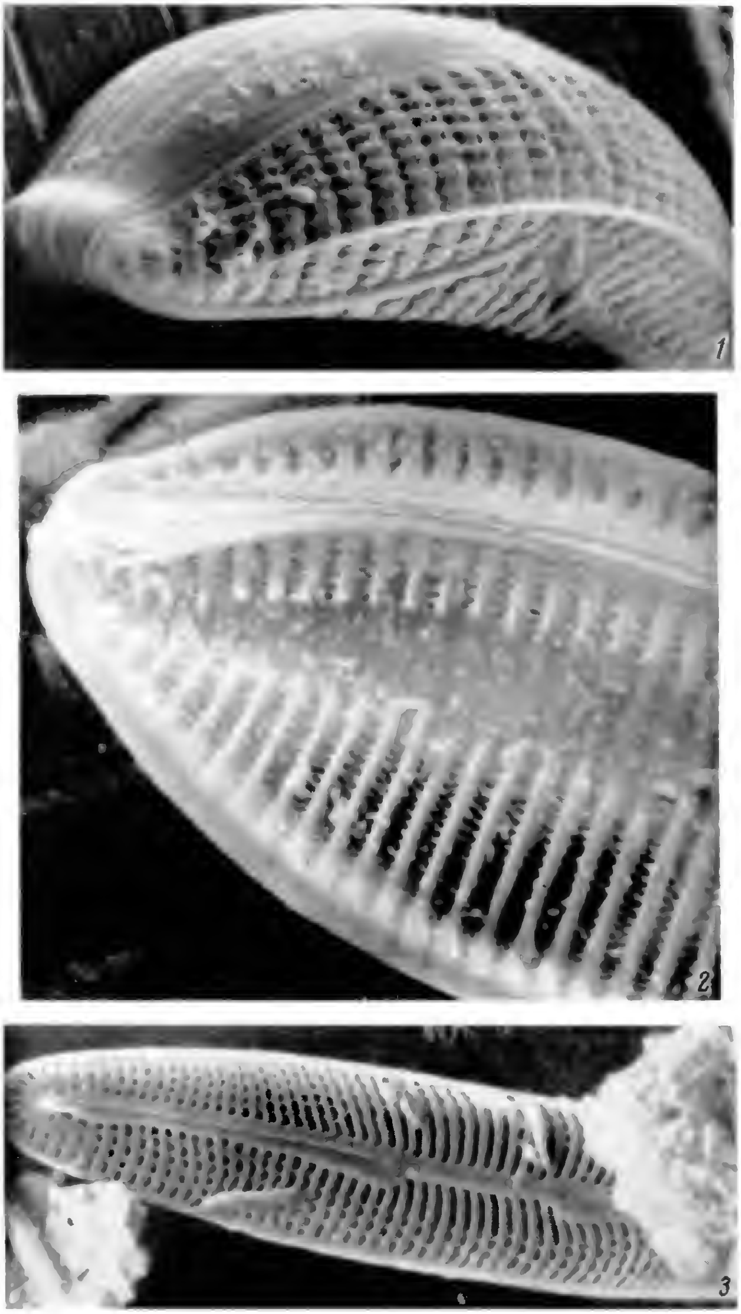


Таблица IV

1 — ***Epithemia sorex*** **Kütz., панцирь, ×5000 (СЭМ);** *2* — ***Nitzschia hungarica*** **Grun., часть створки, ×7500 (СЭМ);** *3* — ***Amphipleura rutilans*** **(Trentep.) Cl., часть створки, ×7800 (СЭМ).**

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 3/IV 1974 г. Подписано к печати 18/VI 1974 г. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Печ. л. $9^1/_2 + 4$ вкл.($^1/_2$ печ. л.)=14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.44. Тип. зак. 1091. М-03599. Тираж 258[illegible].

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12